Untersuchungen
über den
Farbensinn der Erdkröte

(Bufo bufo Linnaeus).

Mit 9 Abbildungen im Text.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde, genehmigt von der Philosophischen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.

von

Günther Schützler

aus Nowawes bei Potsdam.

Tag der mündlichen Prüfung: 9. Februar 1933.
Tag der Promotion: 13. Dezember 1933.

67

Referenten:

Prof. Dr. Carl Zimmer,
Prof. Dr. Richard Hesse.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

(Aus dem Zoologischen Museum der Universität Berlin.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Verzeichnis der Abbildungen 4
I. Einleitung 5
II. Material 6
III. Methodik . . . . . 6—26
1. Das Sukzessivverfahren . . . . . 6—14
a) Dressur auf Blau Nr. 14 Rot Nr. 1 9
b) Dressur auf Rot Nr. 3 Blau Nr. 12 11
c) Dressur auf Blau Nr. 12 Grün Nr. 9 11
d) Dressur auf Grün Nr. 8 Gelb Nr. 5 13
2. Das Simultanverfahren . . . . . 14—26
a) Dressur auf Blau Nr. 12 Gelb Nr. 4 18
b) Dressur auf Blau Nr. 12 Rot Nr. 2 19
c) Dressur auf Schwarz Weiß 20
d) Dressur auf Rot Nr. 2 Grün Nr. 7 20
e) Dressur auf Grauwerte Grün Nr. 8 22
f) Dressur auf Grauwerte Rot Nr. 2 23
g) Dressur auf Grauwerte Gelb Nr. 4 23
h) Dressur auf Grauwerte Blau Nr. 13 23
i) Dressur auf Rot Nr. 1 Rot Nr. 3 24
k) Dressur auf Blau Nr. 12 Blau Nr. 13 25
l) Dressur auf Blau Nr. 13 Rot Nr. 3 (Blau Nr. 12 Rot Nr. 1) 25
m) Dressur auf Gelb Nr. 4 Grün Nr. 10 26
IV. Die Ausschaltung der Fehlerquellen . . . . . 26—28
V. Das Ergebnis der Farbdressuren 29
VI. Das Verhalten der Kröten bei den Dressurversuchen . . . 30—34
VII. Zusammenfassung . . . . . 34—35
VIII. Literatur 37

Verzeichnis der Abbildungen.

Seite

Abb. 1: Mittelwerte der Dressur auf Blau Nr. 14 Rot Nr. 1 10
Abb. 2: 10. Versuchstag der Dressur auf Rot Nr. 3 Blau Nr. 12 . . 11
Abb. 3: 10. Versuchstag der Dressur auf Blau Nr. 12 Grün Nr. 9 . . 12
Abb. 4: 15. Versuchstag der Dressur auf Blau Nr. 12 Grün Nr. 9 . . 12
Abb. 5: Versuchsanordnung des Simultanverfahrens 15
Abb. 6: Dressur auf Blau Nr. 12 Gelb Nr. 4 19
Abb. 7: Falschwahlen in % der Dressur auf Schwarz Weiß . . . 20
Abb. 8: Dressur auf Rot Nr. 2 Grün Nr. 7 22
Abb. 9: Dressur auf Rot Nr. 1 Rot Nr. 3 24

I. Einleitung.

Hempelmann (8) schreibt, daß der Farbensinn der Amphibien untersucht und bekannt sei. Meines Wissens gibt es aber keine Arbeit, die auch nur an einem Vertreter der Amphibien diese Frage beweist. So schreibt auch Kühn (14): „Versuche, die ein Farbenunterscheidungsvermögen bei Reptilien und Amphibien unmittelbar beweisen (Dressurversuche) fehlen noch."

Die vorliegenden Arbeiten geben nur Aufschluß über die Helligkeitsempfindung der Amphibien. Ich verweise auf eine Zusammenstellung dieser Arbeiten, soweit sie bis 1913 erschienen sind, in dem Aufsatz von Heß in Wintersteins Handbuch der Physiologie (10).

Heß (9) selbst untersuchte auf den Helligkeitssinn hin im Spektrum und mit farbigen Glaslichtern einen amerikanischen Wassermolch *(Molge virdescens* Rafinesque), den afrikanischen Spornfrosch *(Xenopus muelleri* Peters) und die Erdkröte *(Bufo bufo* Linnaeus). Er stellte fest, „daß für Amphibien, und zwar für Vertreter der Urodelen wie der Anuren, das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende merklich genau so weit reicht wie für uns". Er sagt weiter: „Der Umfang der adaptiven Aenderung der Lichtempfindlichkeit ist bei den untersuchten Amphibien offenbar von ähnlicher Größe wie beim Menschen."

Wir sehen, daß die untersuchten Amphibien einen ähnlichen Helligkeitssinn wie der Mensch haben.

1913 erschien eine Arbeit von Babák: „Ueber den Farbensinn des Frosches, vermittels Atemreaktion untersucht (1). Babák beobachtete ähnlich wie in neuerer Zeit amerikanische Autoren (5) den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Atmung des Frosches. Er schreibt: „Die im Rot, Grün, Violett sowie „Weiß" mit unseren Schriftzeichen aufgefangenen „Atembilder" sind so typisch, daß man . . . angeben kann, durch welches Licht die Netzhäute des betreffenden Tieres beleuchtet waren."

Aus dieser Wirkung der Strahlen kann man nicht auf ein Farbenunterscheidungsvermögen des Frosches schließen, denn „auch der Totalfarbenblinde ist für Strahlungen verschiedener Wellenlänge verschieden empfindlich, obgleich er subjektiv nur Quantitäten, also Helligkeitsunterschiede, und keine Qualitäten oder Farben unterscheiden kann" (11).

Alle die vorliegenden Arbeiten geben keinen Anhaltspunkt für das Farbensehen der Amphibien. Ein Beweis für das Farbenunterscheidungsvermögen ist erbracht, wenn die von Nagel (15) ausgesprochene Forderung, daß eine Untersuchung nach quantitativen Helligkeitsunterschieden ausgeschlossen sein muß, Beachtung findet.

In dieser Arbeit soll nur der Farbensinn der Erdkröte untersucht werden.

Um eine kürzere Ausdrucksweise zu haben, wird im folgenden von einer qualitativen und quantitativen Unterscheidung gesprochen werden. Qualitativ bedeutet dann eine Unterscheidung nur der Farbe nach im Gegensatz zu der quantitativen, bei der nur nach Helligkeitsdifferenzen unterschieden wird.

II. Material.

Die zur Untersuchung verwendeten Kröten — *Bufo bufo* Linnaeus — stammten aus der Umgebung von Berlin. Zu den Versuchen wurden nur ausgewachsene, gesunde Tiere genommen. Die Wintermonate, in denen die Versuche auch vorgenommen wurden, überstanden die Kröten in einem geheizten Raume gut. Nachdem sie eingefangen waren, wurden sie in der Regel 3—4 Wochen später zu den Experimenten aus dem Terrarium genommen.

III. Methodik.

1. Das Sukzessivverfahren.

Der Farbsinn der Kröten sollte mit Hilfe der Dressurmethode untersucht werden, und zwar bei sukzessiver Wahl der Farben. Es wurde die einfache „Negativdressur" (6) gewählt. Mit negativ (—) will ich im folgenden das Papier bezeichnen, das von dem Versuchstier gemieden werden sollte im Gegensatz zu dem positiven (+). Die Kröten sollten lernen, zwei verschiedenfarbige Stäbchen voneinander zu unterscheiden. Auf beiden wurde ihnen Futter gereicht. Fraßen sie von dem negativen farbigen Stäbchen, so bekamen sie als Strafreiz einen elektrischen Schlag. Es sollte von den Kröten die Assoziation zwischen negativem Stäbchen und Strafreiz gebildet werden, mit dem Ziel, daß die Tiere im günstigsten Falle das Futter von der negativen Farbe nicht mehr nahmen.

Zuerst war es erforderlich, daß die Kröten lernten, von einem Stäbchen zu fressen.

Bei der Nahrungssuche spielt für die Kröte der Gesichtssinn eine bedeutende Rolle. Risser (16) zeigte bei seinen Versuchen mit *Bufo americanus* Le Conte, daß der Geruch der Nahrung bei dem Aufsuchen für die Kröte ohne Belang ist. Es ist auch bekannt, daß Kröten nur nach sich bewegender Beute ihre Zunge hervorschnellen. So mußte ich einen Stab, an dessen Ende einige Ameisenpuppen geklebt waren, vor den Augen des Tieres in einer Entfernung von ungefähr 4 cm langsam bewegen.

Nach einer Anzahl Bemühungen reagierte die Kröte auf den vorgehaltenen Stab mit Futter. Sie fixierte das Futter einige Sekunden, um dann die Zunge hervorzuschnellen und so die Ameisenpuppen zu nehmen.

An dieser Stelle möchte ich erwähnen, daß die Kröten anfangs den Stab bald lange, bald nur einen kurzen Augenblick fixierten. Es wird sich zeigen, daß die Zeit des Fixierens bei den späteren Dressurversuchen von Bedeutung sein wird. Die Zeitspanne, die zwischen dem

Erblicken des Futters und dem Fressen, dem Reagieren liegt, will ich als Reaktionszeit bezeichnen. Den Beginn der Reaktionszeit kann man an dem Benehmen der Kröte leicht erkennen. Sie nimmt dann eine gespannte Stellung ein. Der Kopf wird ein wenig nach vorn geschoben und folgt den Bewegungen des Stabes, bis dann plötzlich die Kröte ihre Zunge gegen das Ende des Futterstabes schnellt.

Mit der Anzahl der Versuche wächst die Sicherheit im Nehmen des Futters vom Stabe. Die Reaktionszeit ist immer kurz. Sie schwankt zwischen 1—4 Sekunden. Die Kröten schnellten sogar ihre Zungen gegen den Stab vor, wenn sich keine Ameisenpuppen an ihm befanden.

Das Erlernen dieser Aufgabe zeigte bei den Versuchstieren individuelle Unterschiede. Es gab Tiere, die überhaupt nicht auf den vorgehaltenen Futterstab reagierten. Andere wieder fraßen wohl einige Male vom Stäbchen, liefen dann aber zur Seite und beachteten den Futterstab nicht mehr.

Es mußte eine Auslese unter den Kröten getroffen werden. Zu den Farbdressurversuchen wurden nur Tiere genommen, welche mit größter Sicherheit das Futter vom Stäbchen nahmen, und die sich als gefräßig erwiesen.

Zur Prüfung des Farbensinnes wurden die bekannten Hering'schen Farbpapiere, sowie das Hering'sche Weiß und Schwarz mit der dazugehörigen Grauserie verwendet. Originalproben dieser Farbpapiere sind in der Arbeit v. Frisch: „Ueber den Farbensinn und Formensinn der Biene" (7) zu finden. Die physikalischen Eigenschaften der Hering'schen Papiere sind ausführlich in der Arbeit von Knoll (12) beschrieben. Die Papiere wurden von „Firma Rietzschel" in Leipzig, Kreuzstr. 12, bezogen.

Koehler (13) weist darauf hin, daß die Papiere verschiedener Lieferungen sich im Farbton und Helligkeitswert nicht unerheblich voneinander unterscheiden. Es wurden von mir Papiere von derselben Lieferung verwendet. Auch wurden sie in der Zeit zwischen den Versuchstagen im Dunkeln aufbewahrt, da sie bekanntlich im Licht an Farbton verlieren.

Die Verwendung von Pigmentpapieren hat gegenüber dem Arbeiten mit homogen spektralen Lichtern den Nachteil, daß die Farben nicht rein sind, und daß man feine Abstufungen der einzelnen Farben nicht besitzt. Wir sind nicht in der Lage, eine Untersuchung in einem engeren Bereiche des Spektrums vorzunehmen. Bierens de Haan (2) hebt mit Recht die Bedeutung der Versuche mit Pigmentpapieren hervor. Nirgends in der Natur wirken auf das Tier die reinen Spektralfarben. Für den Biologen ist es wichtig zu erfahren, ob das zu untersuchende Tier ein farbentüchtiges oder farbenblindes Auge besitzt. Wichtig für die Untersuchungen ist die „biologisch kritische Handhabung der Methode" (13).

Die Versuchsanordnung für das Sukzessivverfahren ist folgende:

Auf eine Glasplatte, die über zwei Glasgefäßen liegt, sind zwei Staniolstreifen so geklebt, daß sie sich in der Mitte der Glasplatte nicht berühren, sondern daß ein Zwischenraum von 2 cm bleibt. Die freien Enden der Staniolstreifen führen zu den Elektroden der Sekundärspule eines Funkeninduktors. Die Primärspule ist mit den Polen einer Taschenlampenbatterie von 4,5 Volt verbunden. In diesem Stromkreis befindet sich

ein Taster, der ein Schließen des Stromkreises ermöglicht. Die Kröte wird so auf den „Versuchstisch" gesetzt, daß sie beide Staniolstreifen berührt. Wird durch den Taster der Stromkreis der Batterie geschlossen, so geht der Induktionsstrom durch die Kröte, sie wird faradisch gereizt. Als Strafreiz wird ein kurzer elektrischer Schlag von konstanter Stärke erteilt.

Der Versuchstisch befand sich vor einem hohen Fenster. Die Dressuren wurden an helladaptierten Kröten zur Mittagszeit vorgenommen. Wir hatten meist diffuses Licht. Grelles Sonnenlicht wurde durch einen Vorhang abgeblendet. Die Umgebung des Versuchsplatzes wurde nicht verändert. Ich verhielt mich während der Versuche möglichst ruhig, um das Tier nicht zu beeinflussen. Meine linke Hand hatte ich immer an dem Taster. Es wäre denkbar, daß die Kröte sonst beobachten könnte, daß jedesmal bei der „negativen" Farbe die Hand zum Taster geführt wurde. Sie könnte nach einiger Zeit lernen, daß sie bei dieser Bewegung anschließend beim Fressen von dem Stäbchen einen elektrischen Schlag erhalten würde. In diesem Falle würde sie erst nach längerer Zeit oder überhaupt nicht von dem vorgehaltenen Stäbchen fressen. Es wäre das aber nur eine Assoziation zwischen „Handbewegung" und Strafreiz.

Bei den Farbdressuren wurden nicht mehr Ameisenpuppen als Futter gegeben, sondern die Tiere erhielten geschabtes Rindfleisch, das sie gern nahmen. Kugeln von der Größe einer kleinen Erbse wurden von diesem Fleisch an das Ende des Stäbchens geklebt. Die Stäbchen wurden in einfacher Weise hergestellt. Ich ließ die Farb- und Graupapiere auf dünne Pappstreifen von 22 cm Länge und 1,8 cm Breite aufziehen. Die Stäbchen wurden von Zeit zu Zeit erneuert. Das Wechseln der Stäbchen nach jedem Versuch wurde so vorgenommen, daß es von der Kröte nicht beobachtet werden konnte. Die Reihenfolge, in der dem Versuchstier positiver und negativer Futterstab vorgehalten wurde, ist nicht festgelegt. Ebenso ist die Anzahl der Versuche an einem Tage nicht immer die gleiche. Zwischen jedem Versuch einer Versuchsreihe lag eine Pause von zwei bis drei Minuten, so daß eine Reihe mitunter über eine Stunde in Anspruch nahm.

Vor Beginn der Farbdressur wurden Versuche ohne Strafreiz ausgeführt. Es sollte festgestellt werden, ob die Kröten nicht schon vor Beginn der Dressur ein Stäbchen bevorzugten. War das nicht der Fall, so wurde in den folgenden Versuchen beim Fressen von der negativen Farbe der Strafreiz erteilt.

Mit dem Sekundenpendel wurde die Reaktionszeit, von der ich oben sprach, gemessen.

War die Differenz der Reaktionszeiten so groß, daß ersichtlich war, daß die Kröten die Stäbchen voneinander unterscheiden konnten, so wurde festgestellt, ob die Unterscheidung eine qualitative oder eine quantitative war. Zu diesem Zweck wurden die Grauwerte für die beiden Stäbchen eingeschaltet. Die Kröten bekamen in unbestimmter Reihenfolge bei sukzessiver Wahl Futter von dem positiven farbigen Stäbchen und den entsprechenden Grauwerten, von dem negativen farbigen Stäbchen und den verwandten Grauwerten. Fraßen die Kröten von den Grauwerten,

so erhielten sie keinen elektrischen Schlag, auch nicht bei den negativen Grauwerten.

Die entsprechenden Grauwerte für die Farbpapiere sind aus den Tabellen, die Koehler (13) aufgestellt hat, ersichtlich.

Die Bezeichnung der einzelnen Farben ist nach dem Muster von v. Frisch (7) gewählt.

Die Grauwerte sind allerdings für den Menschen berechnet. Aus den oben erwähnten Versuchen von Heß über den Helligkeitssinn der Amphibien ist die Gleichheit des Helligkeitssinnes bei den Menschen und den untersuchten Amphibien, unter denen sich auch die Erdkröte befand, wahrscheinlich. Und somit ist man wohl berechtigt, die für den Menschen gefundenen Werte auch bei Versuchen über den Farbensinn der Kröten zu gebrauchen.

Sollte eine Abweichung bestehen, die durch die Verschiedenheit der gebrauchten Papiere bedingt sein könnte — die Papiere, die beim Aufstellen der Tabellen gebraucht wurden, werden sich von den von mir verwendeten in geringem Maße an Helligkeit und Farbton unterscheiden —, so wurde dieser Unterschied ausgeglichen. Ich schaltete die Grauwerte ein, die im Bereich der Helligkeit der Farbe lagen.

Angenommen, die Helligkeitsverteilung der Farben im Spektrum ist für die Kröten eine andere als die für das normal farbentüchtige menschliche Auge, so ermöglicht dieses Verfahren, den entsprechenden Helligkeitswert für die betreffende Farbe zu finden. Auch erinnere ich daran, daß für die positive wie für die negative Farbe die verwandten Grauwerte eingeschaltet wurden. Wir haben somit eine große Anzahl von Grauwerten im Versuch, unter denen der der negativen Farbe entsprechende enthalten sein müßte.

Ich will mich im folgenden darauf beschränken, die Versuchsergebnisse des Sukzessivverfahrens von drei Kröten anzugeben. Experimentiert wurde noch mit drei weiteren Tieren. Die Resultate, die mit diesen Tieren erzielt wurden, sind nicht so klar wie die angeführten Ergebnisse. Mit diesen Kröten konnte nicht eine Dressur von Tag zu Tag vorgenommen werden, da sie nach einigen Versuchstagen übersättigt waren und in keinem Fall auf das vorgehaltene Futterstäbchen reagierten. Auch war die Anzahl der einzelnen Versuche an einem Tag aus diesem Grunde nur beschränkt. So konnte nie ein Maximum der Dressurleistung erreicht werden. So weit diese lückenhaften Versuche einen Schluß auf den Farbensinn zulassen, sei gesagt, daß sie den angeführten Ergebnissen nicht widersprechen, vielmehr auf das gleiche Resultat hindeuten.

a) Dressur auf Blau Nr. 14 (+) Rot Nr. 1 (—).*)

Im folgenden wird hinter den Papieren die relative Helligkeit, die aus den Tabellen nach Koehler — für Farbpapiere Spalte Knoll — ermittelt ist, angegeben werden: relat. Helligk. = , für die Grauwerte: Weisspr. = .

***) Zwei Exemplare der Versuchsprotokolle dieser Arbeit liegen in der Bibliothek des Zoologischen Museums der Universität Berlin. Ein Exemplar davon ist für den Leihverkehr durch andere Bibliotheken bestimmt.**

Zur Prüfung der Unterscheidung von Blau und Rot wurde die Kröte auf Blau Nr. 14 (relat. Helligk. = 11,8) und Rot Nr. 1 (relat. Helligk. = 20,8) dressiert. Rot Nr. 1 ist ein „kräftiges, dunkles Rot", Blau Nr. 14 ist nicht als „reines Blau" zu bezeichnen, es geht schon in Violett über. Diese beide Farben unterscheiden sich nur wenig im relativen Helligkeitswert voneinander. Bei Farbenblindheit der Kröten, nahm ich an, müßte diese Dressur negativ verlaufen; es sei denn, daß die Kröten in der Lage sind, geringe Helligkeitsdifferenzen unterscheiden zu lernen. Für das I. Versuchstier war aber schon nach acht Versuchstagen eine sichere Unterscheidung dieser Stäbchen festzustellen. Von den nunmehr eingeschalteten Grauwerten 1 bis d einschließlich (Weißpr. = 4,7 bis 28,6) fraß die Kröte nach der gleichen Reaktionszeit wie von dem positiven blauen Stab. Die verzögerte Reaktion trat nur bei Gebrauch des negativen roten Futterstabes auf.

Dieses Ergebnis läßt unter Einschränkung den Schluß zu, daß Rot gegenüber Blau von den Kröten qualitativ, d. h. der Farbe nach unterschieden wird. Im anderen Falle hätte die Kröte bei gutem Helligkeitsunterscheidungsvermögen und Farbenblindheit das Futter von einem der Grauwerte erst nach längerer Reaktionszeit nehmen müssen.

Wenn ich vorhin sagte „unter Einschränkung", so wollte ich damit andeuten, daß noch verschiedene Fehlerquellen auszuschalten sind. Auf diese Fehlerquellen will ich später im Zusammenhang eingehen und werde dann zeigen, wie ich sie eliminiert habe. Auch soll das Verhalten der Kröten bei den Dressuren später besprochen werden.

Die Mittelwerte der Reaktionszeiten, die für das I. Versuchstier beim Erteilen des Strafreizes gefunden wurden, sind in einem rechtwinkligen Koordinatensystem graphisch dargestellt. Auf der x-Achse sind die Versuchstage, auf der y-Achse die Mittelwerte der Reaktionszeiten abgetragen (Abb. 1).

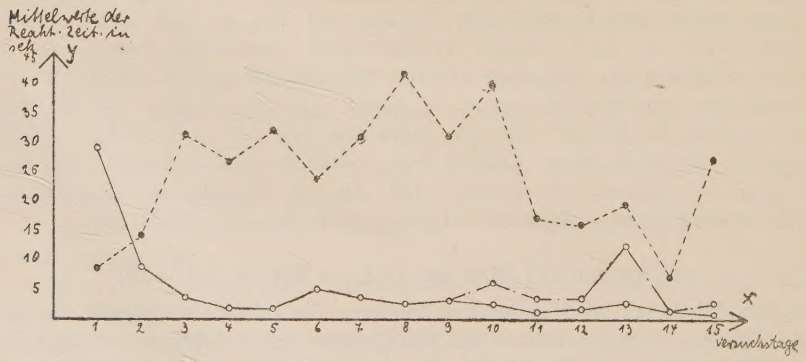

Abb. 1: I. Versuchstier.
Blau Nr. 14 + Rot Nr. 1 — Grau.
Blau +
Rot —.
Grau (Rot entsprechend)

b) Dressur auf Rot Nr. 3 (+) Blau Nr. 12 (—).

Rot Nr. 3 (relat. Helligk. = 40,3) geht schon leicht in Gelb über, während dagegen Blau Nr. 12 (relat. Helligk. = 22,0) relativ rein im Farbton ist.

Diese beiden Farben haben einen größeren relativen Helligkeitsunterschied als die vorher gebrauchten Papiere. Die Nummern b_1, c_1, d, e_1, f und g (Weißpr. = 47, 31, 28,6, 21, 19, 17 und 12,5) der Grauwerte fanden bei dieser Untersuchung Verwendung. Von allen diesen Grauwerten und dem positiven roten Stäbchen nahmen die Kröten nach erfolgreicher Dressur das Futter sofort. Das negative blaue Stäbchen wurde dagegen von ihnen gemieden (Abb. 2).

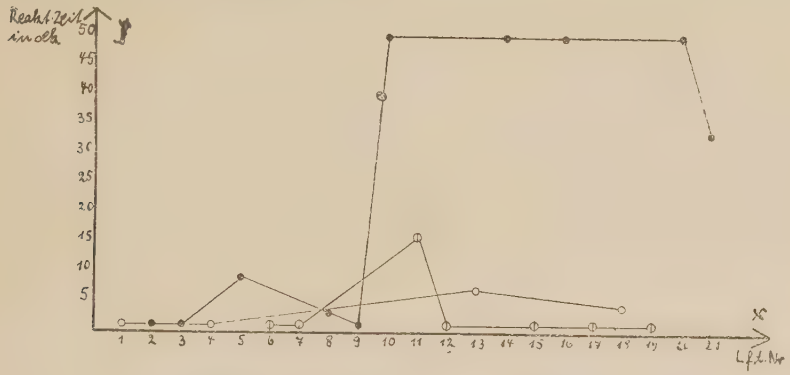

Abb. 2: I. Versuchstier. 10. Versuchstag.
Rot Nr. 3 + Blau Nr. 12 — Grau.
○———○ Blau +
●———● Blau —
ø———ø Grau (Blau entsprechend).

Ein Beweis, daß Blau gegenüber Rot als Farbe unterschieden wird.

Aus diesem und dem vorhergehenden Resultat können wir schließen, daß Rot und Blau von den Kröten als Farben gesehen werden.

c) Dressur auf Blau Nr. 12 (+) Grün Nr. 9 (—).

In Wirklichkeit wurde mit dieser Dressur die Untersuchung über den Farbensinn der Kröte begonnen. Aus praktischen Gründen ist diese Umstellung vorgenommen, weil so vorher gezeigt werden konnte, daß eine Blaublindheit der Kröten nicht vorliegt, was für die Beurteilung der Blau—Grün-Dressur von Bedeutung ist.

Für die folgende Untersuchung nahm ich Blau Nr. 12 + (relat. Helligkeit = 22,0) und Grün Nr. 9 — (relat. Helligk. = 44,6). Blau Nr. 12 ist ein „kräftiges Blau", während dagegen Grün Nr. 9 ein nicht „klares Grün" ist, das schon leicht in Blau übergeht.

Für das I. Versuchstier war nach 14 Versuchsreihen, die in der oben geschilderten Weise vorgenommen wurden, aus der Differenz der Reaktionszeiten für das positive und negative Stäbchen ersichtlich, daß die Kröte gelernt hatte, die Stäbchen voneinander zu unterscheiden. Um

die Frage zu lösen, ob qualitative oder quantitative Unterscheidung der Papiere vorlag, wurden, wie oben angeführt, für das positive Blau die Grauwerte d, d_1, e (Weißpr. = 28,6, 27, 21) und für das negative Grün die Werte b_1, b_2 und b_3 (Weißpr. = 47, 48, 50) eingeführt.

Da zeigte es sich nun, daß die Kröte sowohl von dem negativen grünen Stäbchen wie auch von den Grauwerten, die diesem Grün verwandt sind (siehe oben) das Futter erst nach längerer Reaktionszeit nimmt. Vom positiven Stäbchen und ihm entsprechenden Grauwerten frißt die Kröte jedoch sofort. Dieses Verhalten ändert sich selbst nach mehreren Versuchsserien nicht, obwohl doch, wie in der Beschreibung der Methodik ausgeführt, die Kröte beim Fressen von den Grauwerten keinen Strafreiz erhielt. Grün und die entsprechenden Grauwerte waren für die Kröte in der Dressur identisch (Abb. 3, 4).

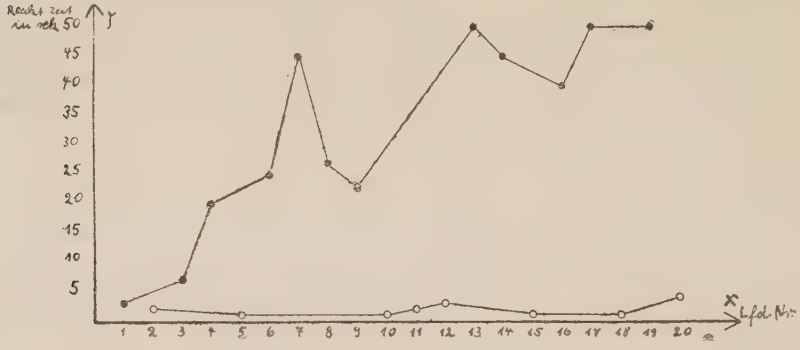

Abb. 3: 10. Versuchstag.
Blau Nr. 12 + Grün Nr. 9 —.
○———○ Blau +
●———● Grün —.

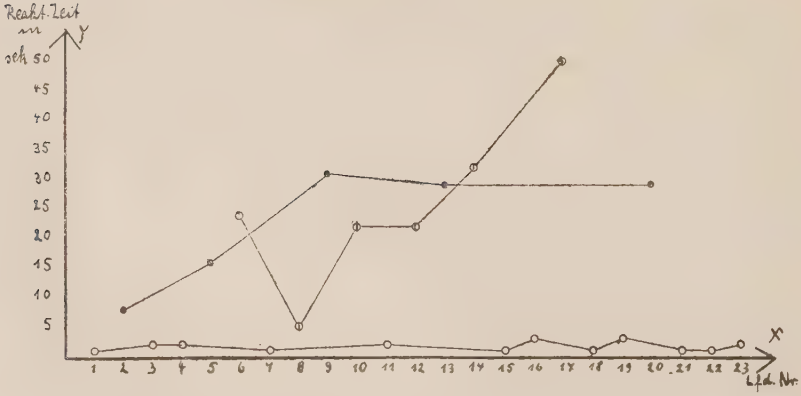

Abb. 4: 15. Versuchstag.
Blau Nr. 12 Grün Nr. 9 (glänzend) Grau b_1, b_2, b_3.
○———○ Blau +
●———● Grün —.
Ø———Ø Grau (Grün entsprechend).

Aus diesem Befund können wir schließen, daß Grün gegenüber Blau von den Kröten der Helligkeit nach unterschieden wird.

Eine Blaublindheit liegt, wie wir oben gesehen haben, nicht vor. Eher spricht das vorliegende Ergebnis für eine Grünblindheit der Kröten. Diese letztere Frage wird später mit einer anderen Methodik nochmals untersucht werden.

Dieser Versuch lehrt uns auch, daß eine Helligkeitsdressur der Kröten möglich ist.

Weiter sehen wir aus dieser Dressur, daß für den Menschen und die Kröte Grün Nr. 9 einen ähnlichen Helligkeitswert hat. Dieser Befund stützt für diesen Fall die Heß'schen Untersuchungen über den Helligkeitssinn der Amphibien.

d) Dressur auf Grün Nr. 8 (+) Gelb Nr. 5 (—).

Die beiden Papiere besitzen keinen krassen Unterschied im Farbton. Auch ist der Helligkeitsunterschied beider Farben nur gering. Die von Knoll und Fischer ermittelten Helligkeitswerte dieser beiden Farben für Tagessehen sind in größerem Maße voneinander verschieden. Ich gebe deshalb zum Vergleich hinter den Zahlen von Knoll die von Fischer zentral (= z) und peripher (= p) gefundenen in Klammern an. Grün Nr. 8 relat. Helligkeit = 61,2 (z. 74, p. > 74), Gelb Nr. 5 relat. Helligk. = 74,8 (z. 64, p. 89).

Ich wählte diese Papiere, um zu sehen, ob diese Farben, die im Spektrum eng zusammenliegen, von den Kröten noch qualitativ unterschieden werden, oder ob wir zu dem gleichen Ergebnis kommen wie bei der „Blau—Grün"-Dressur, bei der wir ähnliche Verhältnisse hatten. Allerdings mit dem Unterschied, daß für das menschliche Auge zwischen Blau und Grün ein größerer Helligkeitsunterschied als zwischen Grün und Gelb besteht.

Nach 18 Versuchsreihen konnte das I. Versuchstier die beiden Stäbchen noch nicht voneinander unterscheiden. Ebenso verhielten sich die anderen untersuchten Kröten. Bei den ersten Versuchsreihen haben wir sowohl bei Gebrauch des positiven wie auch des negativen Stäbchens hohe Reaktionszeiten. Bei den letzten Versuchsserien fressen die Kröten trotz des Strafreizes von beiden Stäbchen gleichmäßig, ohne das Futter zu fixieren. Ein Zeichen, daß die Farben weder qualitativ noch quantitativ unterschieden werden.

Das heißt aber auch, die Farben Grün Nr. 8 und Gelb Nr. 5 haben für die Kröte annähernd denselben, wenn nicht gleichen Helligkeitswert, wie es auch für den Menschen den Fall ist. Jedenfalls ist der Unterschied so gering, daß sie nicht in der Lage ist, auf Grund dieser geringen Verschiedenheit die beiden Farben voneinander zu unterscheiden. Auch für Grün Nr. 8 und Gelb Nr. 5 ist die Gleichheit der Helligkeit dieser Farben für das menschliche und das Auge der Kröte bewiesen.

Anschließend an diese negativ verlaufene Dressur nahm ich noch mit diesen Kröten, ohne eine Pause einzuschalten, folgendes Experiment vor. Ich wollte feststellen, ob die Kröten die beiden Stäbchen, die sie der

Farbe nach verwechseln, unterscheiden können, wenn ein Stäbchen durch zwei schwarze Streifen besonders gekennzeichnet ist.

Die Stäbchen wurden mit schwarzer Tusche durch zwei Striche, die quer über den unteren Teil des Stäbchens verliefen, unterschiedlich gemacht. Das so gekennzeichnete Stäbchen hatte in der Dressur negativen Wert.

In dieser Form lernten die Kröten, wie in gewohnter Weise, die Stäbchen voneinander unterscheiden. Es blieb sich gleich, ob das grüne Stäbchen mit den Strichen oder das gelbe mit dieser Markierung im Vergleich mit dem nicht gekennzeichneten grünen oder gelben sukzessiv vorgehalten wurde. Die Kröten unterschieden die Stäbchen nur an den schwarzen Marken.

2. Das Simultanverfahren.

Zur weiteren Untersuchung des Farbensinnes der Kröten wählte ich das Simultanverfahren. Bei dem Simultanverfahren werden im Gegensatz zu dem erst gebrauchten Sukzessivverfahren dem Versuchstier zwei Farben gleichzeitig zur Unterscheidung vorgelegt.

Es ist bekannt, daß Kröten, wenn sie in ein beleuchtetes Feld gesetzt werden, dunkle Stellen in diesem aufsuchen.

Buytendijk (4), der sich mit dieser Frage experimentell befaßte, schreibt: „Les crapauds ont donc une tendance instinctive à se rendre dans la cage obscure."

Dieses bestimmte Verhalten der Tiere verband ich mit den Farbdressuren. Die Versuchsanordnung ist folgende (Abb. 5).

Eine hellgraue Pappschachtel dient als Versuchsfeld. In dieser befindet sich eine zweite kleinere, die geschlossen ist. In eine der größeren der beiden Seiten dieser Schachtel werden symmetrisch zwei Oeffnungen geschnitten. In einem gewissen Abstand von diesen Eingängen befindet sich im Versuchsfeld eine Erhöhung. Auf diese wird das Versuchstier gesetzt. Es sieht von hier aus die beiden Eingänge, die in das Dunkle führen. Ich setzte mich so hinter das Versuchsfeld, daß die Kröte mich nicht sehen und nicht durch meine Bewegungen beeinflußt werden konnte. Die Versuche wurden an helladaptierten Kröten abends bei künstlichem Licht vorgenommen.

Da das Versuchsfeld von einer über ihm (Abstand ungefähr 1 m) befindlichen Lampe (60 Watt) so beleuchtet war, daß kein Schatten auf das Feld fiel, mußte die Kröte, wenn sie das Bestreben hatte, einen dunklen Platz aufzusuchen, durch eine der beiden Oeffnungen laufen.

Der Versuch zeigte, daß die Kröte nach einigem Umherlaufen in dem Feld durch eine Tür in das Dunkle lief. Es erwies sich als zweckmäßig, zwei weitere Oeffnungen an der Rückwand des geschlossenen dunklen Kastens anzubringen, die den vorderen Eingängen gegenüberlagen. So wurde erreicht, daß die Kröte immer wieder in den dunklen Kasten lief — worauf dieses Verhalten zurückzuführen ist, vermag ich nicht zu sagen —, selbst wenn mit ihr nach einer periodisch wiederkehrenden Pause von zwei Minuten, während der Zeit sie im Dunkeln bleiben konnte, 30 mal

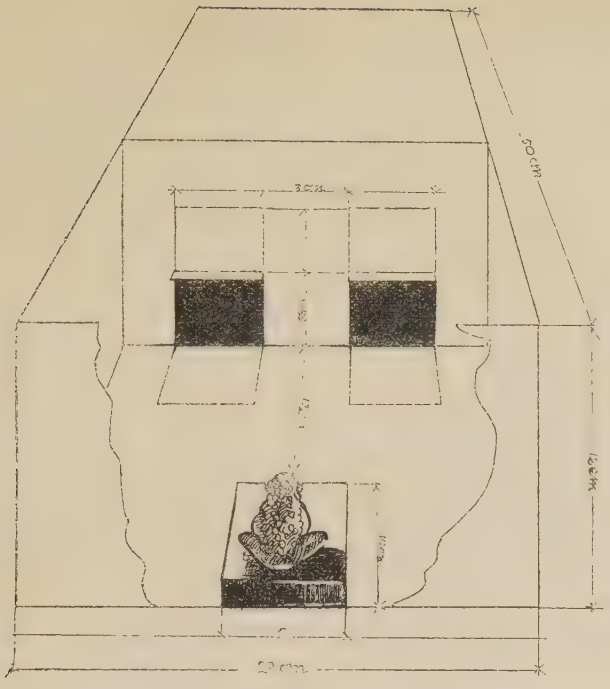

Abb. 5: Versuchsanordnung des Simultanverfahrens.

dieses Experiment vorgenommen wurde. Sie lief dabei nach mehreren Versuchen ohne Umwege sofort in den dunklen Kasten.

Das Streben nach dunklen Orten ist so stark ausgebildet, daß die Kröte ihr instinktives Verhalten nicht aufgibt, obgleich sie jedesmal von ihrem erstrebten Ziel zurückgeholt wird.

Das wiederholte Zurücklaufen zu der von ihr bevorzugten Stelle ist auch dadurch zu erklären, daß die Kröte eine Hartnäckigkeit im Wiederholen von Handlungen und Bewegungen zeigt, obwohl sie immer wieder an ihrer Ausführung gehindert wird.

Nimmt man z. B. eine Kröte, die in eine bestimmte Richtung läuft, und dreht sie um 90° oder 180°, so kann man sehen, daß sie sich sofort wendet, um den zuerst eingeschlagenen Weg fortzusetzen. Und zwar dreht sie sich hier meist im entgegengesetzten Sinne zurück, wie mit ihr die Drehung vorgenommen wurde. Dieses Experiment läßt sich mehrere Male mit demselben Erfolg wiederholen. Vornehmlich kann man dieses Verhalten an neu eingefangenen Tieren beobachten.

Buytendijk (4) schreibt zu dieser Frage: „Sehr auffallend ist das Auftreten und Persistieren von bestimmten oft zwecklosen Bewegungskomplexen."

Das Verhalten der Tiere ermöglicht eine hohe Anzahl von Versuchen an einem Tage. Bevorzugte die Kröte bei symmetrischer Anordnung des Versuchsfeldes keine der beiden Türen, sondern lief sie nach 30 Ver-

suchen gleich oft durch die linke wie rechte Luke, so wurde mit der Dressur begonnen. Diese 30 Vorversuche wurden nur vor Beginn der ersten Farbdressur einer Kröte ausgeführt.

Die beiden Eingänge wurden durch je zwei verschiedenfarbige Tafeln voneinander unterschiedlich gemacht. Wieder wurden, wie bei dem ersten Verfahren, die Hering'schen Papiere benutzt, die diesmal auf quadratische Pappen von 6,7 cm Seitenlänge aufgezogen waren. Um eine möglichst deutliche Kennzeichnung der beiden Eingänge zu erreichen, brachte ich außer den Tafeln, die vor den Türen lagen, oberhalb eines jeden Einganges die entsprechenden Farbtafeln an.

Lief die Kröte bei dieser visuellen Asymmetrie der Versuchsanordnung gleich oft durch die linke wie rechte Tür, was durch 30 Versuche festgestellt wurde, so begann ich mit diesem Tier die eigentliche Farbdressur.

Das Versuchstier sollte lernen, den Eingang zu meiden, der mit der negativen Farbe gekennzeichnet war. Es bekam, wenn es durch den negativen Eingang laufen wollte, d. h. wenn es im Begriff war, die negative Farbe zu betreten, einen Strafreiz. Dieser Strafreiz ist höchst einfach, nämlich ein leichter Schlag mit einem Stäbchen. Auch verhinderte ich, daß die Kröte durch den negativen Eingang lief. Ich setzte sie vielmehr dann vor die positive Farbtafel. Von hier aus lief sie dann in das Dunkle.

Konnte ich nach mehreren Versuchstagen, an denen je 30 Versuche hintereinander vorgenommen wurden, aus den Protokollen ersehen, daß der negative Eingang deutlich gemieden wurde, so schaltete ich nach bestimmtem Prinzip die verwandten Grauwerte der negativen Farbe ein unter Beibehaltung des Strafreizes bei dem negativen Farbpapier.

Die Tafeln wurden vor den Eingängen nach zwei Möglichkeiten (I und II) ausgetauscht. Im folgenden ist die Lage des positiven Papieres vor den Eingängen angegeben (rechts = r, links = l). War mehrere Tage die Dressur mit der Vertauschung I durchgeführt, so wurden dann an einem Tage die Papiere nach dem Schema II gewechselt. Durch diese Vertauschung sollte die Möglichkeit ausgeschaltet werden, daß die Kröten die Reihenfolge des Wechselns der Papiere lernten.

I: r — l — l — r — l — r — r — l — r — l usw. in dieser Periode.

II: r — r — l — r — l — l — r — l — r — l usw. in dieser Periode.

Bei Einführung der Grauwerte wurden die Papiere auch nach zwei Möglichkeiten gewechselt.

Mit a, b, c sind die Papiere bei der betreffenden Dressur angegeben.

Lfd. Nr. der Versuche	Lage der Papiere links	rechts
1 = 10 = 19	a	b
2 = 11 = 20	b	c
3 = 12 = 21	c	a
4 = 13 = 22	b	a
5 = 14 = 23	a	c
6 = 15 = 24	c	b

Lfd. Nr. der Versuche	Lage der Papiere links	rechts
7 = 16 = 25	b	c
8 = 17 = 26	a	b
9 = 18 = 27	c	a

Bei Blau—Gelb-Dressur ist:

für I:	für II:
a = Blau	a = Grau
b = Gelb	b = Blau
c = Grau	c = Gelb.

Bei Blau—Rot-Dressur ist:

für I:	für II:
a = Blau	a = Grau
b = Rot	b = Blau
c = Grau	c = Rot.

Bei Rot—Grün-Dressur ist:

für I:	für II:
a = Rot	a = Grau
b = Grün	b = Rot
c = Grau	c = Grün.

Bei Rot Nr. 1 — Rot Nr. 3-Dressur ist:

für I:	für II:
a = Rot Nr. 1	a = Rot Nr. 1
b = Rot Nr. 3	b = Grau
c = Grau	c = Rot Nr. 3.

Bei Gelb—Grün-Dressur ist:

für I:	für II:
a = Gelb Nr. 4	a = Gelb Nr. 4
b = Grün Nr. 10	b = Grau
c = Grau	c = Grün Nr. 10.

Bei dieser Art der Vertauschung hat das Versuchstier gleich oft die Wahl zwischen positiver und negativer Farbtafel, zwischen negativer Farbe und verwandtem Grauwert und schließlich zwischen positiver Farbe und negativem Grauwert. Ferner liegen die einzelnen Tafeln ebenso oft vor dem rechten wie vor dem linken Eingang.

Es ist zu beachten, daß bei einer Farbenblindheit 9 mal bei diesen Versuchen die gleichen Tafeln, nämlich die farbige und die entsprechende graue Tafel, vor den Eingängen liegen. Da die Kröte bei Farbenblindheit für diesen Fall die Eingänge an den Tafeln nicht unterscheiden kann, müßte sie im günstigsten Falle durch keinen der Eingänge laufen; denn beide haben für die farbenblinde Kröte negativen Wert. Es wird besprochen werden, wie die Kröte sich in diesem Fall verhält (vgl. III, 2, d).

Bei den Dressuren wird oft von einer „offensichtlichen Wahl" die Rede sein. Das Verhalten des Tieres bei dieser Wahl ist folgendes:

Die Kröte läuft bis in die Nähe einer Farbtafel und macht dann halt. Sie dreht sich nach dem anderen Eingang, blickt aber dann wieder auf

die Farbtafel, vor der sie sich befindet. Dieser Vorgang kann sich mehrmals wiederholen. Erst nach längerem Zögern wählt die Kröte einen Eingang, durch den sie in das dunkle Feld läuft.

a) Dressur auf Blau Nr. 12 (+) Gelb Nr. 4 (—).

Bei diesen Versuchen hatte für die vier Kröten Blau positiven und Gelb negativen Wert. Blau Nr. 12 (relat. Helligk. = 22,0) ist ein „gesättigtes" Blau, Gelb Nr. 4 (relat. Helligk. = 79,1) ein sattes Gelb, das einen rötlichen Schimmer besitzt.

Schon nach den ersten 30 Versuchen war ein Dressurerfolg zu erkennen. Die Kröten liefen sogar in einigen Fällen erst nach dem negativen Eingang, machten halt und bogen dann nach der positiven Farbtafel ab, um durch diese Tür in das dunkle Feld zu laufen. Als die Grauwerte b_5 bis c (Weisspr. = 86 bis 40) für die negative Farbe eingeschaltet wurden, benahmen sich die Kröten bei den ersten derartig durchgeführten Versuchen unruhig. Diese Unruhe trat auch auf, wenn vor den Eingängen die blaue und die negative graue Tafel lag. Sie liefen in dem Versuchsfeld umher, um erst nach längerer Zeit durch den blau oder grau gekennzeichneten Eingang (bei Berücksichtigung der geringen Falschwahlen) in den dunklen Kasten zu laufen. Diese Unruhe legte sich später.

Dieses Verhalten der Kröten spricht für ein Farbenunterscheidungsvermögen diesen Farben gegenüber (3). Die Grauwerte wurden von dem Gelb unterschieden. Die Einführung der Grauwerte bedeutet eine Veränderung der Dressur. Die veränderte Situation löste die Unruhe der Kröten aus. Würden die Kröten Gelb nur als Grauwert sehen und nicht als Farbe, so bleibt es sich gleich, ob bei der Dressur Gelb oder Grau verwendet wird. Die Kröten könnten bei Gelbblindheit eine Veränderung der Situation nicht bemerken. Die Unruhe würde nicht auftreten.

Der Verlauf der Versuche bei Einschaltung der Grauwerte beweist weiterhin, daß Gelb Nr. 4 von den Kröten als Farbe gesehen wird.

Der durch die gelben Tafeln gekennzeichnete Eingang wird von den Versuchstieren gemieden. Die „Falschwahlen" sind nur sehr gering. Liegen vor den Türen die gelben Tafeln in Verbindung mit den grauen, so laufen die Kröten, unter Berücksichtigung der immer auftretenden geringen Fehler, über die graue Tafel in das dunkle Feld. Die Kröten wählen auch bei dieser Anordnung „offensichtlich" — bei 18 Versuchen durchschnittlich 3 mal — zwischen dem gelb und dem grau gekennzeichneten Eingang. Sie entschieden sich bei dieser Anordnung bei „offensichtlicher Wahl" immer für den Grauwert.

Lagen vor den Eingängen die blauen und grauen Tafeln, so wählten die Versuchstiere nur in wenigen Fällen „offensichtlich" — bei 36 Versuchen durchschnittlich 3 mal — zwischen den Eingängen. Taten sie es, so liefen sie gleichoft durch den „blauen" wie „grauen Eingang".

Die „Falschwahlen" verteilen sich gleichmäßig auf die Anordnung Blau—Gelb und Grau—Gelb.

Eine Bevorzugung bei der Anordnung Blau und dem entsprechenden Grauwert des negativen Gelb eines bestimmten Eingangs ist aus der Summe der Versuche nicht zu erkennen.

Aus dieser Dressur geht hervor, daß bei einer Blau—Gelb-Unterscheidung Gelb Nr. 4 von den Kröten als Farbe gesehen wird.

Auch folgt aus dem Verhalten der Kröten bei Grau—Gelb-Anordnung, daß sie Gelb Nr. 4 von Grauwerten, die im Helligkeitsbereich von Gelb liegen, unterscheiden lernen.

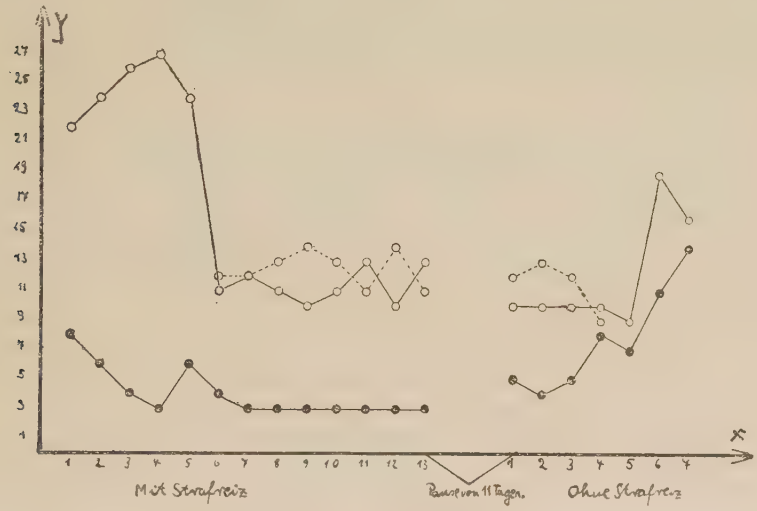

Abb. 6: I. Versuchstier.
Blau Nr. 12 Gelb Nr. 4 Grau.
○———○ Blau +
●———● Gelb —
○ ····· ○ Grau (Gelb entsprechend).

In der Abbildung 6 sind auf der x-Achse die Versuchstage und auf der y-Achse die Anzahl der Entscheidungen für das betreffende Papier bei täglich 30 (nach Einführung der Grauwerte 27) Versuchen abgetragen.

b) Dressur auf Blau Nr. 12 (+) Rot Nr. 2 (—).
(Vgl. III. 1. a, b.)

Diese Dressur wurde mit zwei Kröten durchgeführt. Blau Nr. 12 (relat. Helligk. = 22,0) hatte positiven, Rot Nr. 2 (relat. Helligk. = 31,0) negativen Wert. Beim Einschalten der Grauwerte c, d, d_1, e, f, i (Weißpr. = 40; 28,6; 27, 21; 17; 9), die im Helligkeitsbereich von Rot liegen, trat anfangs wieder die Unruhe der Kröten auf, von der ich oben sprach. Dieses Verhalten ist aus den Protokollen nicht ersichtlich, da es den Dressurerfolg nicht ungünstig beeinflußte. Diese Unruhe deutete auf ein Farbenunterscheidungsvermögen für diesen Fall hin. Die mit den Grauwerten durchgeführten Versuche bestätigten diese Annahme. Ich konnte wieder „offensichtliche Wahlen", die positiv ausfielen, auch bei Rot—Grau-Anordnung beobachten.

Wir haben das gleiche Ergebnis des Sukzessivverfahrens, daß bei Blau—Rot-Wahl Rot von den Kröten als Farbe unterschieden wird.

c) Dressur auf Schwarz Weiß

Zwei Kröten wurden auf Schwarz (+) mit der Gegenfarbe Weiß (—) dressiert. Für die beiden anderen Kröten wählte ich das umgekehrte Verhältnis. Diese Dressur wurde vorgenommen, um zu sehen, ob bei dieser äußerst deutlichen Kennzeichnung der Eingänge der Dressurerfolg schneller als gewöhnlich erreicht wird. Weiter sollte geprüft werden, ob die Tiere bei der Dressur, in der Schwarz negativen Wert besitzt, die Aufgabe ebenso schnell erlernen, wie bei der Dressur mit Weiß als negativen Wert.

Die Versuche zeigen, daß der Dressurerfolg in gewohnter Weise erreicht wird. Es besteht im „Lernvorgang" kein Unterschied zwischen einer Schwarz—Weiß-Dressur und einer Farbdressur. Es bleibt sich auch gleich, ob Schwarz oder Weiß in der Dressur negativen Wert besitzt.

Die Versuchsergebnisse sind graphisch dargestellt (Abb. 7). Auf der x-Achse sind die Versuchstage, auf der y-Achse die „Falschwahlen" in % abgetragen.

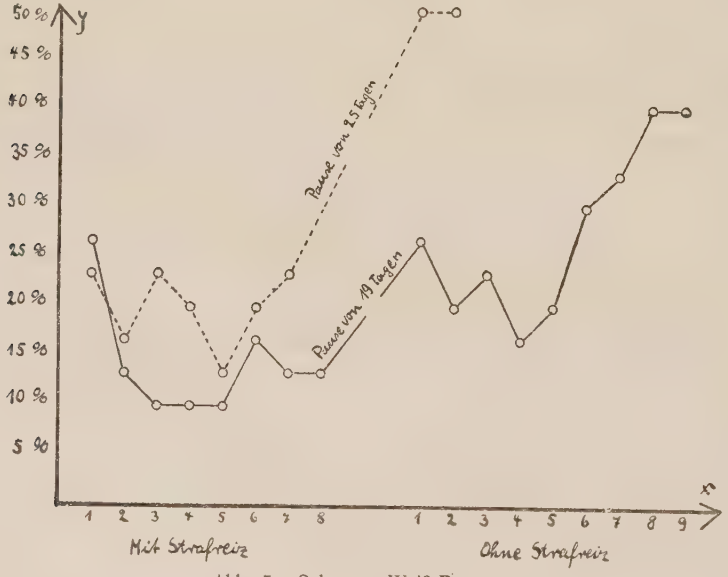

Abb. 7: Schwarz—Weiß-Dressur.
III. Versuchstier: ○————○ Weiß —,
II. Versuchstier: ○ ····· ○ Schwarz —.

d) Dressur auf Rot Nr. 2 Grün Nr. 7.

Für zwei von den vier untersuchten Kröten hatte Grün Nr. 7 (relat. Helligk. = 74,1) negativen Wert. Ich will zuerst auf den Verlauf dieser Untersuchung eingehen. Bei den Kontrollversuchen wurden die Grauwerte

c, b_3, b_4 und b_5 (Weißpr. = 40, 50, 74 und 86) verwendet. b_4 und b_5 liegen im engen Bereich des relativen Helligkeitswertes von Grün Nr. 7.

Lagen die grünen Tafeln in Verbindung mit den grauen Tafeln (b_4, b_5) vor den Eingängen, so benahmen sich die Kröten unruhig. Erst nach längerem Umherlaufen vor den Eingängen gingen sie durch eine Tür. Sie wählten in mehreren Fällen bei dieser Anordnung „offensichtlich" zwischen Grau (b_4, b_5) und Grün. Diese Wahlen fielen zu annähernd 50% „falsch"" aus. Die Kröten entschieden sich in annähernd 50% dieser Fälle für den negativen grünen Eingang.

Die „offensichtlichen" Wahlen traten nicht bei Anwendung der Grauwerte b_3 und c auf. Diese Werte unterscheiden sich wesentlich im Helligkeitswert von Grün Nr. 7.

Bei der Anordnung Rot—Grau (b_4, b_5) wählten die Kröten auch zwischen den Eingängen. Sie liefen aber dann durch die „rote Tür".

Aus dem Ergebnis der „offensichtlichen" Wahlen kann man auf eine „Grünblindheit" der Kröten schließen. Die Werte in den Protokollen bekräftigen diesen Befund.

Bei Verwendung der Grauwerte b_4 und b_5 im Vergleich mit den grünen Tafeln sehen wir, daß die beiden Eingänge gleich oft benutzt werden.

Bei der Anordnung Rot—Grau (b_4, b_5) überwiegen die Fälle, in denen die Kröten den „roten Eingang" wählen.

Liegen vor den Eingängen die negativen grünen Tafeln oder die dem Helligkeitswert verwandten grauen Tafeln in Gegenüberstellung mit den roten, so werden nach mehrtägiger Dressur die „roten Eingänge" von den Kröten bevorzugt (Abb. 8).

Die Kröten unterscheiden die grünen Papiere von den im Helligkeitswert verwandten grauen Papiere nicht. Eine Unterscheidung von Grün und den Grauwerten b_3 und c wurde dagegen nachgewiesen. Sie sind auch nicht dem Helligkeitswert von Grün Nr. 7 identisch. (Ein neuer Beweis, daß sich Kröten auf Helligkeitsdifferenzen dressieren lassen.)

Dieser Ausfall der Versuche zeigt, daß die Kröten „grünblind" sind. Er beweist weiter, daß Grün Nr. 7 für die Kröte und den Menschen den gleichen Helligkeitswert besitzt. Dieser letzte Schluß ist natürlich nur mit der Exaktheit bewiesen, die sich mit der gebrauchten Methodik für diese Frage erreichen läßt.

Bei der Blau—Grün-Dressur, die mit Hilfe des Sukzessivverfahrens durchgeführt wurde, hatten wir das gleiche Ergebnis. Grün Nr. 9, das sich im Helligkeitswert und der Wellenlänge von Grün Nr. 7 unterscheidet, wurde von den Kröten mit den entsprechenden Grauwerten verwechselt.

Bei der Untersuchung, die mit den beiden anderen Kröten vorgenommen wurde, hatte Rot (relat. Helligk. = 31,0) negativen Wert. Für die Kontrollversuche wurden die Grauwerte c_1, d, e und g (Weißpr. = 31, 28,6, 21 und 12,5) verwendet.

Die Dressur verlief in ähnlicher Weise wie die Farbdressuren, bei denen eine Unterscheidung der negativen Farbe von den entsprechenden Grauwerten nachgewiesen wurde. Das Verhältnis der Grün—Rot-Wahlen

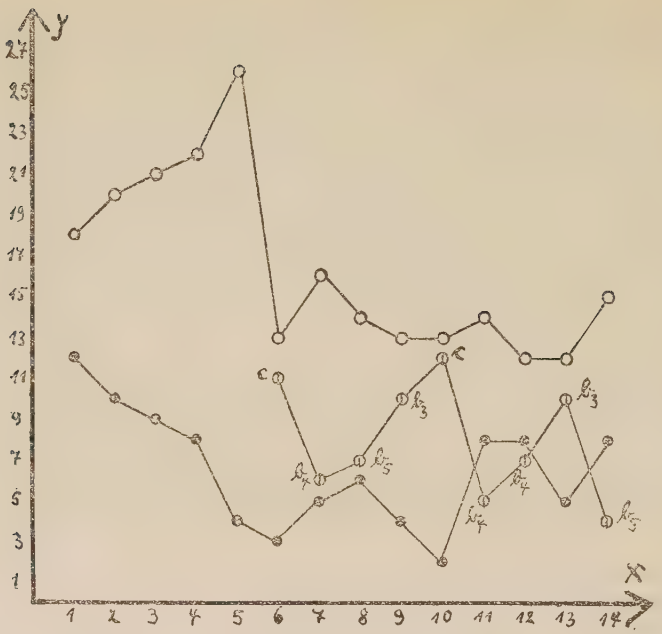

Abb. 8: II. Versuchstier.
Rot Nr. 2 (relat. Helligk. = 31,0)
Grün Nr. 7 (relat. Helligk. = 74,1)
Grau c (Weißpr. = 40)
Grau b_3 (Weißpr. = 50)
Grau b_4 (Weißpr. = 74)
Grau b_5 (Weißpr. = 86).

Rot +
Grün —
Grau

gleicht dem Verhältnis der Grau—Rot-Wahlen. In allen Fällen sehen wir, daß der negative rote Eingang gemieden wird, während der positive grüne und der graue Eingang, welcher dem Helligkeitswert des negativen entspricht, gleich oft benutzt wird. Die auftretenden „Falschwahlen" übersteigen das übliche Maß nicht.

Die Kröten sehen bei Grün—Rot-Unterscheidung Rot als Farbe. (Vgl. III, 1, a und III, 2, b.)

e) Dressur auf Grauwerte Grün Nr. 8.

Die beiden Kröten, die auf Rot—Grün mit Grün Nr. 7 als negativen Wert dressiert waren, wurden anschließend an diese Dressur ohne Zwischenzeit und ohne Aussetzen des Strafreizes für die Dressur Grau—Grün Nr. 8 genommen. Auch hier hatte Grün Nr. 8 (Weißpr. = 61,2) negativen Wert.

Die Falschwahlen bei Verwendung der Grauwerte b_3 und b_4 (Weißpr. = 50 und 74) sind so hoch — durchschnittlich 40,4% Fehler —, daß man von einer Unterscheidung dieser Grauwerte von dem grünen Papier nicht sprechen kann. Das ist ein weiterer Beweis der „Grünblindheit" der Kröten.

Daß wir nicht 50% Fehler in der Wahl haben, mag daran liegen, daß diese beiden Grauwerte nicht genau dem Helligkeitswert des grünen Papieres entsprechen. Die Papiere b_3 und b_4 besitzen einen relativen großen Unterschied im Helligkeitswert. Ein ausgleichender Zwischenwert, wie er bei den anderen Abstufungen vorhanden ist, fehlt an dieser Stelle.

Nach Einschalten der Grauwerte d und d_1 (Weißpr. = 28,6 und 27) lernten die Kröten, diese Werte von dem grünen Papier zu unterscheiden. Wir haben zum Schluß 13,3% Fehler in der Wahl.

Die Protokolle — siehe Anmerkung Seite 9 — für die „Grau—Farbe-Versuche" (III, 2 e bis h) sind nicht angegeben. Sie verlaufen im „Lernvorgang" ähnlich wie die Schwarz—Weiß-Dressur (vgl. Abb. 7).

Die Falschwahlen liegen bei den folgenden Versuchen allerdings etwas höher (ungefähr um 5% mehr) als sonst. Das ist aber erklärlich. Denn bei dieser Dressur ist nur die negative Farbe in allen Versuchen die gleiche. Der positive Wert dagegen wird täglich durch Einsetzen eines neuen Grauwertes geändert. Wenn auch die Grauwerte so eingeschaltet wurden, daß mit dem hellsten begonnen wurde, und in einem allmählichen Uebergang die folgenden dunkleren in der Dressur Verwendung fanden, so bedeutet dieser Austausch aber doch eine Veränderung der Dressur. Dieser Wechsel hat die größeren „Falschwahlen" zur Folge.

f) Dressur auf Grauwerte Rot Nr. 2.

Anschließend an die Grün—Rot-Dressur, in der Rot Nr. 2 negativen Wert hatte, wurden diese beiden Kröten zur Dressur auf Grau mit der Gegenfarbe Rot Nr. 2 (relat. Helligk. = 31,0) verwendet. Rot war negativ. Die Grauwerte b_5 bis f (Weißpr. = 86 bis 17) einschließlich mit Ausnahme der Werte b_1 und d (Weißpr. = 47 und 28,6) wurden in dieser Dressur benutzt.

Für das III. Versuchstier finden wir schon am ersten Tage bei Verwendung von c_1 (Weißpr. = 31) nur 16,6% Fehler in der Wahl. Dieser Prozentsatz bleibt unter Berücksichtigung der Schwankungen von 3,3 % für beide Kröten in allen anderen Versuchen bestehen.

Rot Nr. 2 wird von den Grauwerten unterschieden.

g) Dressur auf Grauwerte Gelb Nr. 4.

An drei Kröten wurde eine Dressur durchgeführt, in der die Grauwerte b_5 bis d (ausschließlich b_2) (Weißpr. = 86 bis 28,6) positiven Wert hatten. Die Dressur verlief in ähnlicher Weise, wie der oben geschilderte Versuch. Die Kröten lernten Gelb Nr. 4 (relat. Helligk. = 79,1) von allen diesen Grauwerten unterscheiden. Als Mittel der „Falschwahlen" ergaben sich 20%.

h) Dressur auf Grauwerte Blau Nr. 13.

Blau Nr. 13 (relat. Helligk. = 15,7) hatte negativen Wert. Positiven Wert hatten die Grauwerte k bis c (ausschließlich i und d) (Weißpr. = 7 bis 40). Im Mittel wurden 18,2% Fehler gemacht. Blau Nr. 13, ein „sattes, dunkles" Blau wird von den Grauwerten unterschieden.

i) Dressur auf Rot Nr. 1 Rot Nr. 3.

Die Dressur wurde mit vier Kröten durchgeführt. Für zwei von ihnen hatte Rot Nr. 1 (relat. Helligk. = 20,8) positiven Wert und Rot Nr. 3 (relat. Helligk. = 40,3) negativen. Für die beiden anderen Versuchstiere wählte ich das umgekehrte Verhältnis. Im ersten Falle wurden die Grauwerte b_4 bis i (Weißpr. = 74 bis 9) und im zweiten die Werte c bis k (Weißpr. = 40 bis 7) verwendet.

Rot Nr. 1 ist ein dunkles Rot, Rot Nr. 3 geht schon leicht in Gelb über. Der Unterschied dieser beiden Papiere im Farbton ist nicht erheblich.

Die Kröten lernten die negative Farbe von der positiven und den Grauwerten unterscheiden. Bei den Versuchen, die mit dem IV. Versuchstier vorgenommen wurden, verwandte ich nicht die Grauwerte. Die Unterscheidung von Rot Nr. 3 und Rot Nr. 1 war zu unsicher (bei je 30 Versuchen 9—10 Falschwahlen). (Abb. 9.)

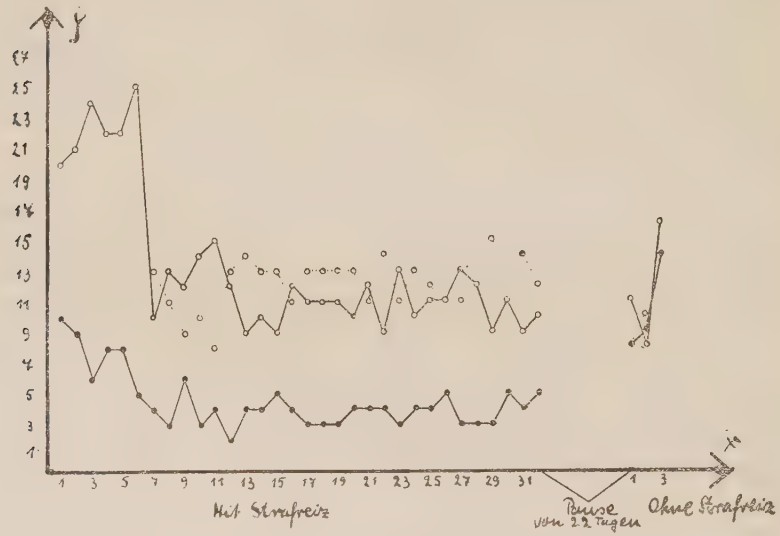

Abb. 9: I. Versuchstier.
Rot Nr. 1 Rot Nr. 3 Grau.
○———○ Rot Nr. 1 +
●———● Rot Nr. 3 —
○·····○ Grau (Rot Nr. 3 entsprechend).

Im allgemeinen waren bei dieser Dressur die Falschwahlen größer als gewöhnlich. Lagen vor den Eingängen die beiden roten Papiere, so war die Unterscheidung nicht so sicher, wie sie bei den vorhergehenden Dressuren üblich war. Bei Grau—Rot (—)-Anordnung übersteigen die Falschwahlen das übliche Maß nicht.

Rot Nr. 1 wird von Rot Nr. 3 von den Kröten qualitativ unterschieden. Allerdings ist diese Unterscheidung unsicherer als eine Farbdressur, bei der die beiden Farben einen großen Unterschied im Farbton besitzen.

k) Dressur auf Blau Nr. 12 Blau Nr. 13.

Blau Nr. 12 (relat. Helligk. = 22,0) und Blau Nr. 13 (relat. Helligkeit = 15,7) besitzen einen sehr geringen Unterschied im Farbton.

Die vier Kröten lernten nicht, diese Papiere zu unterscheiden. Es wurden mit jeder Kröte an 10 Tagen 300 Versuche vorgenommen. Das I. Versuchstier wählte 155 mal positiv und 145 mal negativ, das III. Versuchstier 160 mal positiv und 140 mal negativ. Aehnlich sind die Verhältniszahlen, die mit den beiden anderen Kröten gefunden wurden.

Die Kröten unterscheiden Blau Nr. 12 und Blau Nr. 13 nicht. Es sind das zwei Farben, die nur einen geringen Farbtonunterschied haben

Die Protokolle für diese Dressur sind nicht angegeben.

l) Dressur auf Blau Nr. 13 Rot Nr. 3 (Blau Nr. 12 Rot Nr. 1).

Mit vier Kröten wurde eine Dressur durchgeführt, in der ein dunkles Blau Nr. 13 (relat. Helligk. = 15,7) positiven Wert hatte und ein helles Rot Nr. 3 (relat. Helligk. = 40,3) negativen.

Innerhalb dieser Dressur sollte folgende Frage geprüft werden. Wie verhalten sich die Kröten, wenn ihnen nach erfolgreicher Dressur für das dunkle ein helles Blau oder entsprechend für das helle Rot ein dunkles zur Wahl vorgelegt wird?

Als Kontrollfarben nahm ich das helle Blau Nr. 12 (relat. Helligk. = 22,0) und das dunkle Rot Nr. 1 (relat. Helligk. = 20,8).

Die Kontrollversuche wurden ohne Strafreiz vorgenommen, um zu verhindern, daß die Kröten erst mit Hilfe des Strafreizes die Kontrollfarben unterscheiden lernten.

Nach erfolgter Blau Nr. 13 — Rot Nr. 3-Unterscheidung wurden täglich je 15 Versuche mit den ursprünglichen Dressurfarben durchgeführt, anschließend 15 Versuche mit den Kontrollfarben ohne Strafreiz. Bei den Kontrollversuchen hatte die Kröte die Wahl 1. zwischen dem dunklen Blau und dem dunklen Rot, 2. zwischen dem hellen Blau und dem hellen Rot, 3. zwischen dem hellen Blau und dem dunklen Rot. Nach diesen drei Möglichkeiten wurden die Kontrollfarben an verschiedenen Tagen eingesetzt.

Im 1. und 3. Fall liegen zwei Farben gleicher Helligkeit zur Wahl vor.

Es zeigte sich, daß in allen Fällen die rote Farbe von den Kröten gemieden wurde, sei es das helle oder das dunkle Rot.

Dieser Versuchsausfall mit dieser Methode ist neben den Versuchen, bei denen Grauwerte zur Kontrolle eingeschaltet wurden, und neben den Dressuren auf eine Reihe von Grauwerten und eine Farbe ein weiterer Beweis, daß die Kröten für Rot und Blau farbentüchtig sind.

Die Falschwahlen liegen bei dieser Dressur im Durchschnitt höher als gewöhnlich (ungefähr 18% statt 14,8%). Der Grund mag darin zu suchen sein, daß bei dieser Dressur nach Einschalten der Kontrollfarben bei Falschwahlen nur während der täglich ersten 15 Versuche der Strafreiz erteilt wurde, und deshalb nie das Maximum der Dressurleistung erreicht wurde.

m) Dressur auf Gelb Nr. 4 Grün Nr. 10.

Gelb Nr. 4 (relat. Helligk. = 79,1) geht in Rot, Grün Nr. 10 (relat. Helligk. = 30,6) in Blau über.

Für zwei von den vier untersuchten Kröten hatte Grün negativen Wert. Bei dieser Dressur wurden die Grauwerte e_1 bis b_1 (Weißpr. = 19 bis 47) eingeschaltet. d_1, d, c_1 (Weißpr. = 27, 28,6, 31) liegen im engen Helligkeitsbereich von Grün.

Beim Einschalten der Grauwerte e_1, e und b_1, die sich im Helligkeitswert erheblich von dem negativen Grün unterscheiden, haben wir das übliche Bild einer Dressur, bei der die negative Farbe von den entsprechenden Grauwerten unterschieden wird. Im Gegensatz dazu stehen die Versuche mit den Werten d_1 bis c. Sie werden ebenso wie das negative Grün gemieden. Bei der Anordnung Grau—Grün wird der grau wie der grün gekennzeichnete Eingang gleich oft benutzt. Sehr deutlich ist diese Reaktion bei Anwendung von c_1 und d. Diese Grauwerte stimmen mit dem relativen Helligkeitswert von Grün fast überein.

Durch diese Versuche ist erneut bewiesen, daß die Kröten Grün von den entsprechenden Grauwerten nicht unterscheiden können, und daß für sie und das menschliche Auge Grün den gleichen relativen Helligkeitswert besitzt.

In der Dressur mit den beiden anderen Kröten war Gelb die negative Farbe. Als Kontrollpapiere wurden die Grauwerte a bis d (Weißpr. = 100 bis 28,6) eingeschaltet.

Gelb wird bei einer Gelb—Grün-Dressur von den Grauwerten unterschieden (vgl. III. 2 a, Seite 18).

IV. Die Ausschaltung der Fehlerquellen.

Gegen die vorliegende Deutung der Farbdressuren können berechtigte Einwände erhoben werden.

Es wäre denkbar, daß die Kröten niemals die Papiere der Helligkeit oder der Farbe nach unterschieden hätten. Sie könnten vielmehr Unterschiede der Oberflächenbeschaffenheit unter den Papieren wahrgenommen haben. Dieses Merkmal wäre dann von den Kröten mit dem Strafreiz assoziiert worden und hätte den Erfolg der Dressur bedingt.

Um diese Frage klären zu können, verfuhr ich in ähnlicher Weise wie v. Frisch (7) bei seinen Dressurversuchen an Bienen.

Die Kröten wurden auf ein rotes und das gleiche rote Papier als Gegenfarbe, das aber durch Ueberziehen mit Firnis schwach glänzend gemacht wurde, dressiert. Die Dressur wurde nach beiden Verfahren durchgeführt. Sie verlief trotz hoher Anzahl von Versuchsreihen negativ.

Wenn bei den Farbdressuren nur eine Dressur nach der Oberflächenbeschaffenheit der Papiere vorlag, so müßten auch in diesem Falle die Papiere voneinander unterschieden werden.

Ein weiteres Experiment beweist ebenfalls, daß bei möglicherweise vorhandener Verschiedenheit in der Oberflächenstruktur der Papiere dieses

unterscheidende Merkmal nicht das Zustandekommen der Assoziation bewirkt haben kann.

Während der Dressur unter normalen Umständen wurde bei mehreren Versuchsreihen statt des negativen Hering'schen Papieres ein glänzendes, von annähernd gleicher Helligkeit und Farbe genommen. Diese Vertauschung veränderte das Verhalten des dressierten Tieres nicht. Hätte die Kröte die Papiere nach der Oberflächenbeschaffenheit unterschieden, so müßte dieser Wechsel eine Verwirrung in der Dressur hervorrufen.

Eine Unterscheidung nach der Oberflächenbeschaffenheit liegt also nicht vor.

Noch eine weitere Fehlerquelle war auszuschalten.

Die Kröten könnten die Papiere an ihrem spezifischen Geruch, der von uns nicht wahrgenommen wird, unterschieden haben.

Wäre das in der Tat der Fall, dann wäre nicht einzusehen, aus welchem Grunde z. B. eine Dressur auf Grün 8 mit der Gegenfarbe Gelb 5 nicht möglich war. Es ist nicht anzunehmen, wenn die Farben überhaupt untereinander einen verschiedenen Geruch haben sollten, daß diese beiden Farben den gleichen Geruch besitzen. Auch wissen wir, wie schon oben erwähnt, daß der olfaktorische Sinn bei der Nahrungssuche der Kröten eine untergeordnete Rolle spielt. Deshalb können wir wohl annehmen, daß eine Dressur auf so geringe Geruchsunterschiede nicht denkbar ist. Diese Annahme sollte bestätigt werden.

Die Kröten wurden auf zwei blaue Stäbchen, die sich im Geruch des Futters voneinander unterschieden, dressiert. Die derartig ausgeführte Dressur blieb ohne jeden Erfolg.

Unter Anwendung des Simultanverfahrens nahm ich einen ähnlichen Versuch vor, der auch negativ verlief. Die positive Farbtafel wurde mit einem Lappen gerieben, der nach Anis-Oel roch. Die Farbtafel nahm dann auch diesen schwachen spezifischen Geruch an. Mit Hilfe dieses Merkmales war eine Dressur nicht möglich.

Aus den angeführten Versuchen ist ersichtlich, daß eine Unterscheidung der Papiere nach ihrem spezifischen Geruch von den Kröten wohl nicht in Frage kommt.

Weiter könnte man einwenden, daß die Kröten ein feineres Helligkeitsunterscheidungsvermögen besitzen als der Mensch.

Bei den Dressuren haben wir sicher nicht mit absoluter Genauigkeit den wirklich entsprechenden relativen Grauwert der Farbe eingeschaltet. Das ist allein schon nicht möglich, da die Abstufungen der vorhandenen Grauwerte, vornehmlich in den helleren Werten, zu grob sind. Auch werden geringe Abweichungen im Lichtsinn der Kröten und der Menschen bestehen, so daß nicht mit Sicherheit und Exaktheit der entsprechende Helligkeitswert der Farbe gefunden wurde. Wir werden aus folgendem sehen, daß diese Exaktheit für diesen Fall nicht erforderlich ist.

Die Kröten wurden unter Anwendung des Simultanverfahrens auf Grauwerte, die in der Tabelle dicht nebeneinander liegen, dressiert. Be-

sitzen die Kröten ein gut ausgeprägtes Empfinden für geringe Helligkeitsunterschiede, so müßte auch diese Dressur mit Erfolg verlaufen.

Für die erste derartige Dressur wurden die Papiere b_3 (Weißpr. = 50) und b_2 (Weißpr. = 48) genommen, b_3 war der positive Wert. Nach 12 Versuchstagen waren die Kröten nicht in der Lage, die Papiere zu unterscheiden. Sie benahmen sich vom vierten Versuchstage an höchst unruhig. Sie liefen längere Zeit, als wir sonst gewöhnt waren, in dem Versuchsfeld umher. Als ich nach diesen zwölf Tagen für das negative Papier den Grauwert d (Weißpr. = 28,6) für die Dressur verwandte, konnte man wie in der gewohnten Weise einen Dressurerfolg beobachten. Diese Papiere besitzen ja auch einen größeren Helligkeitsunterschied. Allerdings brauchten die Kröten zum Erlernen dieser Aufgabe eine etwas längere Zeit als sonst bei den Farbdressuren.

Das ist erklärlich, da die Kröten einen Unterschied der zuerst gebrauchten Tafeln nicht beobachten konnten, und so für sie kein unterscheidendes Merkmal vorhanden war, mit dem der Strafreiz assoziiert werden konnte. Der Strafreiz wurde für sie „wahllos" erteilt. Sie wurden unruhig, wie wir aus ihrem Benehmen schließen konnten. Diese Unruhe, die eine Unsicherheit in der Assoziationsbildung zur Folge hat, trat dann auch zuerst bei den Versuchen mit den Tafeln mit größerem Helligkeitsunterschied auf. Die sonst nicht veränderte Situation löste allein diese Unruhe von neuem aus.

Eine Dressur auf die Papiere f (Weißpr. = 17) (+) und e_1 (Weißpr. = 19) (—) verlief auch negativ.

Hieraus geht hervor, daß die Genauigkeit, mit der die Grauwerte gebraucht wurden, vollkommen ausreichend war, und daß die Kröten auf geringe Helligkeitsunterschiede nicht zu dressieren sind.

Das folgt auch aus den Farbdressuren selbst. Z. B. bei der Dressur auf Blau mit der Gegenfarbe Grün hatten wir gesehen, daß die Reaktionszeiten für die Grauwerte hoch waren. Die verzögerte Reaktion trat nicht nur bei einem bestimmten Grauwert auf, sondern bei allen den Grauwerten, die im Helligkeitsbereich der negativen Farbe lagen. Aehnliche Verhältnisse lagen bei der Dressur auf Grün und eine Reihe von Grauwerten und bei der Rot—Grün-Dressur vor. Auch hier war es nicht nur ein Grauwert, den das Versuchstier von dem Grün nicht unterscheiden konnte.

Ein weiterer Einwand könnte bestehen.

Die Summe dieser unterscheidenden Merkmale, also verschiedene Oberflächenbeschaffenheit, Unterschied im Geruch der Papiere, verbunden mit einem gut entwickelten Helligkeitsunterscheidungsvermögen der Kröten, könnte den Dressurerfolg bedingt haben.

Zur Klärung dieser Frage wurden die Kröten unter Anwendung des Simultanverfahrens auf zwei rote Tafeln (Rot Nr. 3) dressiert, von denen eine diese unterscheidenden Merkmale besaß. Es bestand auch ein geringer Helligkeitsunterschied, der durch das Bestreichen mit Firnis hervorgerufen war. Auch diese Dressur blieb ohne Erfolg.

V. Das Ergebnis der Farbdressuren.

Die Versuche des Sukzessivverfahrens ergaben, daß die Kröten Blau gegenüber Rot als Farben unterscheiden.

Grün gegenüber Blau wird der Helligkeit nach unterschieden. Der Ausgang dieser Dressur beweist auch, daß eine Helligkeitsdressur der Kröten möglich ist.

Grün Nr. 8 und Gelb Nr. 5 — zwei Farben, die sich nur wenig im Farbton unterscheiden — werden weder qualitativ noch quantitativ unterschieden.

Unter Anwendung des Simultanverfahrens wurde für Blau—Rot und für Blau—Gelb eine qualitative Unterscheidung nachgewiesen.

Dagegen wird Grün gegenüber Rot der Helligkeit nach unterschieden, ebenfalls Grün gegenüber Gelb.

Ein dunkles Rot und ein helles Rotgelb werden qualitativ unterschieden. Allerdings sind diese „Falschwahlen" größer als gewöhnlich.

Ein dunkles und ein etwas helleres Blau — zwei Farben, die sich in noch größerem Maße als die beiden roten Papiere im Farbton ähnlich sind — konnten die Kröten trotz hoher Anzahl von Versuchen nicht unterscheiden.

Rot, Gelb, Blau werden von relativen Helligkeitswerten unterschieden, dagegen nicht Grün.

An Hand einiger Versuche ergab sich eine Bestätigung der H e ß'schen Ergebnisse über den Helligkeitssinn der Kröten. H e ß (9) hatte eine Gleichheit des Helligkeitssinnes bei den Menschen und den Amphibien gefunden.

Nach einer erfolgreichen Dressur auf ein dunkles Blau (+) und ein helles Rot (—) wurden Kontrollversuche ohne Strafreiz angestellt, in denen für das dunkle Blau ein helles Blau oder für das helle Rot ein dunkles Rot eingesetzt wurden. In allen Fällen unterschieden die Kröten Rot von Blau.

Bei den Versuchen, die zur Berücksichtigung der Fehlerquellen angestellt wurden, konnte festgestellt werden, daß eine Dressur auf ein „gewöhnliches" und dasselbe Papier, das aber durch einen Ueberzug mit Firnis schwach glänzte, negativ verläuft. Zu dem gleichen Ergebnis kommt man bei einer Dressur auf ein „gewöhnliches" und ein nach Anis-Oel schwach riechendes Papier. Ebenso werden geringe Helligkeitsdifferenzen von den Kröten nicht unterschieden.

Diese mannigfaltigen Variationen von Versuchen lassen folgenden Schluß zu:

Die Erdkröte besitzt einen schwachen Farbensinn. Für Grün, d. h. für den Wellenbereich von ungefähr 570 $\mu\mu$—490 $\mu\mu$, ist sie farbenblind. Eine Dressur auf nur geringe Farbtonunterschiede ist unsicher (Rot—Rotgelb) oder nicht möglich (dunkles Blau—etwas helleres Blau, Gelb—Gelblichgrün.

VI. Das Verhalten der Kröten bei den Dressurversuchen.

Vergleichen wir die Protokolle des Sukzessivverfahrens und die des Simultanverfahrens, um Aufschluß über das Lernvermögen der Kröten zu erhalten, so sehen wir, daß bei Anwendung des Simultanverfahrens das gewünschte Ziel relativ schneller erreicht wird. Die Kröten lernen bei dieser Form der Dressur in kürzerer Zeit das von ihnen Geforderte.

In diesem Zusammenhang möchte ich hervorheben, daß von einer bestimmten Anzahl von Versuchstieren sich der größere Teil für die Dressur mit Hilfe des Simultanverfahrens eignete, während bei Anwendung des Sukzessivverfahrens nur wenige Kröten für die Dressur brauchbar waren. Nur wenige lernen unter diesen Voraussetzungen eine Assoziation zwischen Strafreiz und negativem Stäbchen bilden.

Das lehrt uns also, daß das Sukzessivverfahren an die psychischen Fähigkeiten der Kröten höhere Ansprüche stellt.

Bei diesem Verfahren wurde doch dem Versuchstier im unsteten Wechsel positiver und negativer Futterstab gezeigt. Es mußte also eine der Farben im Gedächtnis behalten und dann mit dieser „Gedächtnisfarbe" (17) die andere vergleichen. Das Gedächtnis spielt bei dieser Dressur innerhalb einer Versuchsreihe eine bedeutende Rolle. Bei dem Simultanverfahren dagegen hat das Tier beide Farben gleichzeitig vor sich. Es kann wählen zwischen beiden. Eine Belastung des Gedächtnisses in derartiger Form liegt nicht vor.

Die Anwendung des Simultanverfahrens in der gebrauchten Form ist, wie wir sehen werden, auch biologisch zweckmäßiger.

Die Kröte wird in ihrem instinktiven Verhalten, dunkle Stellen aufzusuchen, nicht gehindert. Durch Erfahrung hat sie nur den „richtigen" Weg zum Dunklen zu wählen. Das Sukzessivverfahren in der angewandten Form bietet nicht diese günstigen Verhältnisse. Bei dieser Dressur sollte das Versuchstier durch Uebung lernen, daß es nur von einem bestimmten Stäbchen Futter nehmen soll, und daß es bei einer falschen Wahl einen Strafreiz erhält. Es sollte das Futter auf dem negativen Stäbchen nicht beachten, es nicht nehmen. Da Kröten sehr gefräßig sind, was die Anzahl von durchschnittlich sechzehn Versuchen an einem Tage erst ermöglichte, verlangte diese gestellte Forderung ein Aufgaben der Gefräßigkeit, ein Unterdrücken des stark ausgeprägten Freßinstinktes zugunsten des Dressurerfolges. Unter diesen Voraussetzungen wurde das Ziel der Dressur, wie wir gesehen haben, nie vollständig erreicht. Nur in den wenigsten Fällen fraß das Tier nicht von der negativen Farbe oder schreckte sogar beim Vorzeigen des negativen Wertes zurück. Wir beobachteten eine Verzögerung der Reaktion. Nach erfolgreicher Dressur fixierte die Kröte das Futter auf dem negativen Stäbchen länger als auf dem positiven Stäbchen, um es aber dann doch zu nehmen.

An den ersten Versuchstagen liegen die Verhältnisse nicht so klar. Das Lernen verläuft nicht so, daß die Reaktionszeit bei dem positiven Stäbchen immer gleich kurz ist, und daß nur die Reaktionszeit bei dem negativen

Wert mit Anzahl der Versuchstage einen höheren Wert annimmt, ohne daß sich das Verhalten des Tieres dem positiven Stäbchen gegenüber ändert.

Wir haben gesehen, daß am Anfang der Dressurversuche das Futter auf dem positiven Stäbchen von dem Tier in einigen Fällen eine längere Zeit fixiert wurde. Es schreckte auch beim Vorzeigen dieses Stäbchens zurück. Vornehmlich konnte das beobachtet werden, wenn nach zwei aufeinanderfolgenden Versuchen mit Strafreiz der positive Stab gezeigt wurde. Das Tier bewies am Anfang der Dressur eine Unsicherheit in der Unterscheidung. Unterschieden sich für die Kröte die Stäbchen voneinander, so lernte sie zuerst, daß sie beim Fressen von einem Stäbchen einen elektrischen Schlag erhielt. Sie traf noch nicht einen erkennbaren Unterschied zwischen den Stäbchen. Die Wahl nach dem spezifischen Merkmal war erst eine sekundäre Erscheinung.

Nach durchschnittlich viertägiger Dressur bei ungefähr je dreißig positiver und negativer Versuche wird erreicht, daß die Kröte das betreffende unterscheidende Merkmal mit dem Strafreiz assoziiert. Von hier ab bleibt die positive Reaktionszeit gleich. Sie ist nur geringen Schwankungen unterworfen. Die negative dagegen wächst, bis das Maximum der Dressurleistung erreicht wird. Als Maximum finden wir eine Reaktionszeit von 40 Sekunden im Mittel. Individuelle Unterschiede der Versuchstiere bedingen eine Verschiedenheit dieses Wertes.

Auffallend ist, daß bei jeder einzelnen Versuchsreihe zu Anfang die Reaktionszeit bei beiden Stäbchen die gleiche ist. Erst im Laufe der Versuchsreihe sehen wir ein Zunehmen der Reaktionszeit für den negativen Wert. Am Ende der Versuchsreihe wird der Maximalwert erreicht.

Zwei Gründe können maßgebend sein, daß anfangs eine Differenz der Reaktionszeiten nicht besteht.

Erstens könnte es sein, daß die Kröte in der Zeit, die zwischen den Versuchstagen liegt — in der Regel ein Tag —, das Erlernte vergessen hat und sich erst bei dem Auftreten des ersten Strafreizes wieder erinnert, daß sie beim Fressen von dem negativen Stäbchen eine Strafe erhält. Das Erlernte wird ihr durch die gegebene Situation wieder „gegenwärtig".

Zweitens wäre es denkbar, daß der Freßinstinkt der Kröte so stark ausgeprägt ist, daß sie ungeachtet des Strafreizes so lange frißt und die Verschiedenheit der Stäbchen nicht beachtet, bis eine gewisse Sättigung eingetreten ist. Sie frißt also von negativem und positivem Stäbchen ohne lange zu fixieren, obwohl sie in der Zwischenzeit das Erlernte nicht vergessen hat.

Um diese Frage zu entscheiden, nahm ich folgendes Experiment vor.

Vor dem Beginn einer Versuchsreihe bekam das Versuchstier in dem Terrarium einige „Mehlwürmer" zu fressen, so daß es bei Beginn der Dressur zum Teil schon gesättigt war. Es zeigte sich nun, daß bei dieser Versuchsreihe die Reaktionszeit für den negativen Wert von Anfang an höher lag als die für den positiven Wert.

In den Protokollen habe ich vermerkt, vor welchen Versuchsreihen das Tier gefüttert wurde. Wir sehen den deutlichen Unterschied im Ver-

lauf der Dressur gegenüber den Versuchsreihen, bei denen das Tier vorher nicht diesen gewissen Grad der Sättigung besaß.

Wir stellen also fest: Der Freßinstinkt ist bei der Kröte so stark ausgebildet, daß sie, obwohl sie schon bewiesen hatte, daß sie die Stäbchen unterscheiden kann, im Hungerzustande trotz des bewußten elektrischen Schlages sofort das Futter von der negativen Dressurfarbe frißt.

Dieses Verhalten ändert sich mit der Sättigung der Kröte. Dann tritt der Freßinstinkt nicht in so starker Form hervor, denn bei einer Sättigung hat er für das Tier nicht mehr die Bedeutung.

Die Kröte frißt erst nach längerem Fixieren von dem negativen Stäbchen, während sie von dem positiven sofort das Futter nimmt.

Wir können aber nicht das Tier vor jeder Versuchsreihe füttern. So hätten wir zwar nach mehreren Versuchsreihen schon bei Beginn der einzelnen Reihe eine große Differenz der Reaktionszeiten, aber wir könnten auch dann nur eine geringe Anzahl von Versuchen an einem Tag vornehmen, da sonst das Tier wegen völliger Sättigung die Nahrungsaufnahme verweigern würde. (Vorversuche hatten das bestätigt.) Diese wenigen Versuche wären nicht beweiskräftig genug, um die gestellte Frage zu klären.

Um Aufschluß über die Gedächtnisleistungen der Kröten zu bekommen, wurde nach zwei verschiedenen Wegen nach Schluß der eigentlichen Farbdressur die Untersuchung fortgesetzt.

War aus den Protokollen ersichtlich, daß die Kröte gelernt hatte, die Stäbchen voneinander zu unterscheiden, und genügte die Anzahl der Versuche, um einwandfrei entscheiden zu können, ob eine qualitative oder quantitative Unterscheidung der Papiere vorlag, so wurde im ersten Falle die Untersuchung weitergeführt. Die Kröte erhielt jedoch nicht den Strafreiz. So lag für sie eine neue Aufgabe vor. Sie mußte lernen, daß sie von allen Stäbchen ungestraft fressen durfte, die Kröte mußte umlernen.

Die erste derartig durchgeführte Versuchsreihe verlief in gleicher Weise wie die vorhergehende mit Strafreiz. Von einem Umlernen war noch nichts zu erkennen. Bei den folgenden Versuchsreihen dagegen sehen wir, daß die Reaktionszeit für den negativen Wert nicht mehr so groß ist wie vorher. Es treten Fehler in der Wahl auf. Vereinzelt haben wir wieder einen Rückschlag zum Maximum der ersten Dressurleistung. Das Tier frißt von der negativen Farbe erst, nachdem es das Futter längere Zeit fixiert hat. Auch für den positiven Wert tritt eine Verzögerung der Reaktion auf.

Das Tier zeigt eine Unsicherheit in der Unterscheidung der Stäbchen, die gleiche Unsicherheit, die es am Anfang der Dressur mit Strafreiz besaß.

Nach durchschnittlich sechs Versuchsreihen (die genaue Anzahl für jeden Fall ist aus den Protokollen ersichtlich) unterscheidet das Tier nicht mehr zwischen den beiden Stäbchen, es frißt von beiden nach kurzer Reaktionszeit.

Die Kröte hatte in relativ kurzer Zeit gelernt, die Papiere nach dem betreffenden Merkmal zu unterscheiden. Diese Unterscheidung war nach Aussetzen des Strafreizes bei sonst unveränderter Situation nicht von

längerer Dauer. Sie lernte nach fast gleicher Anzahl von Versuchen um, wie sie zum Erlernen der ersten Dressur mit Strafreiz nötig waren.

Das Erlernen verläuft in ähnlicher Weise wie das Umlernen.

Im zweiten Falle wurde nach erfolgreicher Dressur eine Pause von mehreren Tagen eingeschaltet.

Während dieser Zeit bekamen die Versuchstiere „Mehlwürmer" im Terrarium zu fressen, so daß sie bei Wiederaufnahme der Versuche gleich viel Nahrung erhalten hatten wie bei fortlaufender Dressur.

Wurden die Tiere nach dieser Unterbrechung vor die Aufgabe gestellt, die Stäbchen zu unterscheiden, so taten sie es, trotzdem sie keinen Strafreiz erhielten. Das Verhalten der Tiere war das gleiche wie bei dem oben angeführten Verfahren. Nach durchschnittlich sechs aufeinanderfolgenden Versuchen war von einer Unterscheidung der Stäbchen durch die Kröten nichts mehr zu erkennen.

Das heißt, während der Zwischenzeit, in der die Kröten nicht vor die Aufgabe gestellt wurden, die Stäbchen voneinander zu unterscheiden, hatten sie das Erlernte nicht vergessen.

Für das Vergessen einer erworbenen Fähigkeit und das Umlernen ist nicht allein bestimmend die Zeit ohne Versuche, sondern die Anzahl der Versuche ohne Strafreiz. Erst, wenn die Kröte in die gleiche Situation gebracht wird, bei der aber der Strafreiz ausgeschaltet ist, beobachten wir ein Nachlassen der erreichten Dressurleistung bis zum völligen Umlernen.

Die Zwischenzeit, die zwischen den Versuchstagen mit Strafreiz und denen ohne Strafreiz liegt, hat eine obere Grenze. Wird diese überschritten, so ist die Assoziation zwischen Strafreiz und Farbe bei dem Versuchstier nicht mehr nachweisbar.

Wurden die Versuche auf vier Wochen und länger unterbrochen, so hatte diese Zeit genügt, daß die Kröten die erlernte Dressur vergessen hatten. Als maximale Zeit, nach der noch die Dressurwirkung zu erkennen war, fand ich achtzehn Tage.

Wir stoßen hier auf individuelle Unterschiede, wie überhaupt bei Dressuren mit Kröten eine große Verschiedenheit in der psychischen Leistung der Tiere zu finden ist (4, 9).

Die Beziehung zwischen Anzahl der Versuche und der Zeit, die zum Vergessen einer erworbenen Fähigkeit nötig ist, wurde auch bei den Versuchen, die unter Anwendung des Simultanverfahrens durchgeführt wurden, beobachtet.

Wir finden hier das gleiche Verhalten der Tiere wie in der oben geschilderten Art.

Allerdings brauchten die Kröten zum Vergessen des erreichten Dressurerfolges bei diesen Versuchen eine etwas längere Zeit. Es besteht gegenüber den erst geschilderten Versuchen ein Unterschied von durchschnittlich 3—4 Tagen. Dieser Unterschied bezieht sich nicht nur auf die Versuche, die anschließend ohne Strafreiz vorgenommen wurden, sondern auch auf die Versuche, die nach einer Zwischenzeit ohne Strafreiz fortgesetzt wurden.

Das zeigt uns wieder, wie schon oben ausgeführt, daß das Simultanverfahren in der gebrauchten Form biologisch zweckmäßiger ist.

Bei den Versuchen, die mit Hilfe von „Freßreaktionen" durchgeführt wurden, spielt der Freßinstinkt eine bedeutende Rolle. Diese Versuche erfordern eine Einschränkung in dem instinktiven Verhalten der Kröten. Nach Aussetzen des Strafreizes überwiegt dann in kurzer Zeit der Freßinstinkt den Dressurerfolg.

Bei dem Simultanverfahren haben wir, wie schon geschildert, günstigere Verhältnisse.

So ist es zu erklären, daß die erworbene Fähigkeit nach Aussetzen des Strafreizes bei dieser Dressur länger bestehen bleibt.

Die Gedächtnisleistungen der Kröten nach erfolgreicher Dressur und nach Aussetzen des Strafreizes werden durch den stark ausgeprägten Freßinstinkt „ungünstig" beeinflußt.

Die Form und Stärke (4) des Strafreizes ist für einen Dressurerfolg von nicht zu vernachlässigender Bedeutung.

Der elektrische Strafreiz erregte das Versuchstier wesentlich mehr als der leichte Schlag mit dem Stäbchen. Infolge dieser größeren Erregung und damit verbundenen Verwirrung bewies das Tier bei Beginn einer jeden Dressur eine Unsicherheit in der Unterscheidung. Diese Erregung zeigte sich schon darin, daß die Kröten beim Erteilen des elektrischen Strafreizes in der Stärke, wie er immer bei den Farbdressuren gebraucht wurde, während der ersten Versuche als Reaktion auf den Reiz, bisweilen den Urin ausspritzten. Diese Reaktion beobachtete ich aber nicht bei den Dressuren mit Hilfe des Simultanverfahrens, bei dem der leichte Schlag mit dem Stab erteilt wurde.

Ein schwächerer elektrischer Strafreiz, der das Tier in geringerem Maße erregte, konnte nicht gewählt werden. Vorversuche zeigten, daß die Kröten bei zu schwachen elektrischen Strafreizen die geforderte Aufgabe nicht erlernten. Auch erwies sich ein starker elektrischer Schlag für die Dressur als ungeeignet.

Es besteht eine innere Abhängigkeit zwischen der Form und Stärke des Strafreizes und zwischen dem Erlernen der Aufgabe.

VII. Zusammenfassung.

Mit einem Sukzessiv- und einem Simultanverfahren wird der Farbensinn der Erdkröte untersucht. Als Farben werden die Hering'schen Pigmentpapiere in Verbindung mit der entsprechenden Grauserie verwendet.

Bei dem Sukzessivverfahren werden der Kröte zwei farbige Stäbchen mit Futter zur Unterscheidung sukzessiv vorgehalten. Frißt sie von der negativen Farbe, so erhält sie einen elektrischen Strafreiz. Nach erfolgreicher Dressur tritt eine Differenz der Reaktionszeiten — d. i. die Zeit, die zwischen dem Erblicken des Futters und dem Fressen liegt — für das positive und negative Futterstäbchen ein. Durch Einführen von Grauwerten wurde festgestellt, ob eine Unterscheidung der Farbe oder der Helligkeit nach vorlag. Durch Kontrollversuche wurde bewiesen, daß ver-

schiedener Geruch oder verschiedene Oberflächenbeschaffenheit der Papiere für die Dressur ohne Bedeutung ist.

Für Rot und Blau wurde ein Farbensehen nachgewiesen. Grün und Grau gleicher Helligkeit werden nicht unterschieden, ebenfalls nicht Grün von Grünlichgelb.

Bei dem Simultanverfahren ist das instinktive Streben der Kröten nach dunklen Stellen für die Versuchsmethodik ausgenutzt. Die Kröte hatte die Wahl zwischen zwei verschiedenfarbig gekennzeichneten Eingängen, die in ein dunkles Feld führten. Auch wurden die Eingänge durch eine Reihe von Grauwerten und durch ein farbiges Papier unterschiedlich gemacht.

Als Strafreiz wird ein leichter Schlag mit einem Stäbchen erteilt.

Rot, Gelb und Blau werden als Farben gesehen. Grün und Grau gleicher Helligkeit werden nicht unterschieden.

Eine Dressur auf nur geringe Farbtonunterschiede ist unsicher (Rot—Rotgelb) oder nicht möglich (dunkles Blau—etwas helleres Blau).

Bei einer Dressur auf ein dunkles Blau und ein helles Rot wählte die Kröte auch dann „richtig", wenn bei Kontrollversuchen ohne Strafreiz für das dunkle Blau ein helles Blau und für das helle Rot ein dunkles Rot eingesetzt wird. Die Kröte ist nur auf die Farbe dressiert, nicht auf die Helligkeit.

Es wird gefolgert, daß die Kröten partiell farbenblind sind. Diese Farbenblindheit erstreckt sich annähernd auf den Wellenlängenbereich von 570 $\mu\mu$ bis 490 $\mu\mu$. Verbunden mit dieser partiellen Farbenblindheit ist ein schwaches Farbenunterscheidungsvermögen.

Das Verhalten der Kröten bei den Dressurversuchen wurde besprochen.

Das Simultanverfahren erwies sich als biologisch zweckmäßiger als das Sukzessivverfahren. Bei letzterem beeinflußt der stark ausgeprägte Freßinstinkt den Dressurerfolg ungünstig. Das gleiche gilt für den elektrischen Strafreiz, im Gegensatz zu dem anderen Strafreiz.

Das Erlernen der Aufgabe verläuft in ähnlicher Weise wie das Umlernen.

Für das Vergessen einer erworbenen Fähigkeit und das Umlernen ist nicht allein bestimmend die Zeit ohne Versuche, sondern die Anzahl der Versuche ohne Strafreiz.

Zum Schluß dieser Untersuchung ist es mir eine angenehme Pflicht, den Herren meinen besten Dank auszusprechen, die mich bei meiner Arbeit in liebenswürdigster Weise unterstützten. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Zimmer, der mir einen Arbeitsplatz im Zoologischen Museum Berlin zur Verfügung stellte, verdanke ich die Anregung zum vorliegenden Thema. Herr Dr. Ahl war mir in technischen Angelegenheiten behilflich.

IX. Literatur.

1. Babák, E.: Ueber den Farbensinn des Frosches, vermittels Atemreaktion untersucht. Z. Psychol. Physiol. II. Abt. Z. Sinnesphysiol. 47 (1913), H. 4/5, p. 331—351.
2. Bierens de Haan, J.: Experiments on vision in Monkeys. I. The colour — sense of the pig tailed Macaque *(Nemenstrinus Nemenstrinus* L.) J. comp. Psychol. 5 (1925), Nr. 6, p. 417—453.
3. Bierens de Haan, J. A. und Frima, M. J.: Versuche über den Farbensinn der Lemuren. Z. vergl. Physiol. 12 (1930), H. 3/4, p. 603—631.
4. Buytendijk, F. J. J.: Instinct de la recherche du nid et expérience chez les crapauds. Arch. néerl. Physiol. 2 (1917), H. 1, p. 1—50.
5. Crofts, E. E. and Laurens, H.: Studies on the relative physiological value of spektrals lights. V. The alleged influence of light upon respiration in the frog. Amer. J. Physiol. 70 (1924), Nr. 2, p. 300—310.
6. Fischel, W.: Die tierischen Gedächtnisleistungen. Biol. Zbl. 29 (1929), H. 5, p. 291—301.
7. v. Frisch, K.: Der Farbensinn und der Formensinn der Biene. Zool. Jahrb., Abt. Physiol. 35 (1914), H. 1/2, p. 1—182.
8. Hempelmann, F.: Tierpsychologie. Leipzig 1926.
9. Heß, C.: Untersuchungen über den Lichtsinn bei Reptilien und Amphibien. Pflügers Arch. 132 (1910), p. 255—295.
10. Heß, C.: Gesichtssinn. Handb. der vergl. Physiol. Hrgb. v. Winterstein, Bd. IV, Jena 1913, p. 555—840.
11. Honigmann, H.: Methoden zur Erforschung von Licht- und Farbensinn der Tiere. Schlesische Ges. vaterl. Cultur 94. Jber. 1916, Bd. I. V. Abt., p. 1—18.
12. Knoll, F.: Insekten und Blumen. III. Lichtsinn u. Blumenbesuch des Falter von *Macroglossum stellatarum.* Abh. zool.-bot. Ges. Wien (1922), Bd. 12, H. 2, p. 123—377.
13. Koehler, O.: Ueber das Farbensehen von *Daphnia magna* Straus. Z. vergl. Physiol. 1 (1924), H. 1/2, p. 84—174.
14. Kühn, A.: Farbenunterscheidungsvermögen der Tiere. Handb. der norm. und pathol. Physiol. (Bethe und Mitarbeiter) 12 (1), (1929), p. 720—741.
15. Nagel, W. A.: Der Farbensinn der Tiere. Wiesbaden 1901.
16. Risser, J.: Olfactory reactions in Amphibians. J. exper. Zool. 16 (1914), Nr. 4, p. 617—652.
17. Trendelenburg, W. und Schmidt, J.: Untersuchungen über das Farbensystem der Affen. Z. vergl. Physiol. 12 (1930), H. 2, p. 249—278.

Vita.

Am 23. August 1909 wurde ich als Sohn des Stadtoberinspektors Otto Schützler und seiner Ehefrau Elisabeth, geb. Voigt, in Nowawes bei Potsdam geboren. Von Ostern 1916 bis Ostern 1928 besuchte ich das Althoff-Realgymnasium zu Nowawes, das ich mit dem Reifezeugnis verließ. Im Sommer-Semester 1928 bezog ich die Friedrich-Wilhelms-Universität Berlin, an der ich zur Zeit noch immatrikuliert bin. Meine Hauptstudienfächer waren: Biologie, Chemie, Physik, Philosophie. Drei Semester war ich Gasthörer an der Tierärztlichen Hochschule Berlin und nahm an Vorlesungen und Uebungen über Anatomie teil.

Nowawes, im November 1932.

Günther Schützler.

Druck: Dr. W. Brönner, Nowawes.